

**Entwicklung von Managementstrategien
zur Etablierung von Naturverjüngung der
Traubeneiche (*Quercus petraea* (MATT.) LIEBL.)
mit Hilfe eines individuen-basierten Modells**

Dissertationsschrift

zur Erlangung des akademischen Grades
Doctor rerum silvaticarum (Dr. rer. silv.)
an der Fakultät Umweltwissenschaften

vorgelegt von

Hans Friedrich HAMKENS

geboren am 16.07.1986 in Kiel

begutachtet von

Prof. Dr. Uta BERGER, TU Dresden

Prof. Dr. Harald BUGMANN, ETH Zürich (CH)

Prof. Dr. Sven WAGNER, TU Dresden

Tag der Verteidigung: 14. Dezember 2018

Dresden, November 2019

Erklärung des Promovenden

Die Übereinstimmung dieses Exemplars mit dem Original der Dissertation zum Thema:

*Entwicklung von Managementstrategien zur Etablierung von Naturverjüngung der Traubeneiche (*Quercus petraea* (MATT.) LIEBL.) mit Hilfe eines individuen-basierten Modells*

wird hiermit bestätigt.

Hans F. Hamkens

Dresden, November 2019

Diese Arbeit wurde gefördert durch

ein Promotionsstipendium der Deutschen Bundesstiftung Umwelt (DBU) als Teil des
Stipendienschwerpunktes "Forschung auf DBU-Naturerbeflächen - Ökologische Dynamik
in Offenland und Wald"



Deutsche
Bundesstiftung Umwelt

und durch ein Abschlussstipendium der Graduiertenakademie der
Technischen Universität Dresden (TUD)

Vorwort

Diese Arbeit wäre niemals möglich gewesen ohne die Unterstützung von Uta Berger. Durch ihre ruhige Art und der einzigartigen Fähigkeit komplizierte Sachverhalte so zu erklären, als wären sie das einfachste auf der Welt, hat sie mir in schweren Zeiten immer den nötigen Auftrieb und die Kraft gegeben, um dran zu bleiben.

Eine wichtige Institution für diese Arbeit war auch die Deutsche Bundesstiftung Umwelt (DBU). Nicht nur die finanzielle Unterstützung verpflichtet mich zu Dank, sondern besonders auch die ideelle Arbeit der DBU hat einen wesentlichen Anteil zu meiner Persönlichkeitsentwicklung der letzten Jahre beigetragen. Im Rahmen von Seminaren oder Treffen konnte ich viele neue Menschen kennen lernen, die auch heute noch gute Freunde sind. Ein besonderer Dank gilt hierbei Frau Hedda Schlegel-Starmann, die mich während dieser Zeit betreut hat. An dieser Stelle sei auch der Graduiertenakademie der TU Dresden für die Bewilligung des Abschlussstipendiums gedankt.

Meine Kollegen am Institut haben mir immer mit Rat und Tat zur Seite gestanden und auch dafür möchte ich Ihnen danken. Nennen möchte ich hierbei besonders Martin Zwanzig aus dem *Fancy-Lab* und Uwe Grütters, der mir besonders viel bei der Bewerbung des Themas geholfen hat. Auch in der Startphase war Uwe immer eine große und wichtige Hilfe.

Auch neben der Arbeit habe ich immer viel Unterstützung erfahren. Zahllose Abende im Zimmer 1 der Öko oder stundenlange fachliche Unterhaltungen in der Mensa haben mir die nötige Inspiration für die Arbeit gegeben, die ich manchmal brauchte. Dafür möchte ich den Tharandter Studenten danken. Besonderer Dank geht an Lena für das Korrekturlesen.

Der letzte Dank gilt meiner Familie, die es mir erst ermöglicht hat so weit zu kommen.

Inhaltsverzeichnis

I. Allgemeine Einleitung	1
1. Ausgangssituation	2
2. Stand des Wissens	4
2.1. Systematische Literaturrecherche	4
2.2. Kategorisierung von Waldwachstumsmodellen	6
2.3. Individuen-basierte Modelle in der Waldwachstumsforschung	10
2.4. Die Rolle von Verjüngung in individuen-basierten Waldwachstumsmodellen	16
2.4.1. Einteilung von Verjüngungsprozessen in bestimmte Modelltypen . .	16
2.4.2. Modellierungsansätze in prozess-basierten und Kleinflächenmodellen	18
2.4.3. Modellierungsansätze in Einzelbaummodellen	18
2.4.4. Nichtparametrische Modellierung	19
2.5. Zur Verjüngungsökologie der Eiche	19
3. Zielsetzung	24
4. Aufbau der Thesis	25
 II. Das Hybrid-Modell <i>oak-lay</i>	 51
1. Einleitung	52
2. Material & Methoden	56
2.1. Modellbeschreibung	56
2.1.1. Überblick	56
2.1.2. Designkonzepte	60
2.1.3. Details	61
2.2. Globale Sensitivitätsanalyse	77
2.2.1. Morris-Screening	78
2.2.2. Parametereinstellung	79
2.3. \mathcal{O} -Notation	80
2.3.1. Grundlagen	80
2.3.2. Versuchsaufbau	81
3. Ergebnisse	82
3.1. Sensitivitätsanalyse	82
3.2. \mathcal{O} -Notation	84
4. Diskussion	85

III. Physiologisch induzierte Mortalität von Kiefern-Jungwuchs unter Trockenstress	97
1. Einleitung	98
2. Material & Methoden	103
2.1. Das Eichenverjüngungsmodell <i>oak-lay</i>	103
2.1.1. Modellierung des Kiefernwachstums	103
2.1.2. Modifizierung des Grundmodells	104
2.1.3. Parametereinstellung	105
2.2. Simulationsexperimente	106
2.2.1. Allgemeine Grundeinstellungen	106
2.2.2. Unterschiedliche zeitliche Auflösungen von Umweltparametern	107
2.2.3. Mortalität unter Trockenstress	108
3. Ergebnisse	112
3.1. Vorversuch	112
3.2. Hauptversuch	114
3.2.1. Ereigniszeitanalyse	114
3.2.2. Lageparameter der Simulationsläufe	116
4. Diskussion	118
 IV. Auswirkungen von unterschiedlichen Behandlungen des Ober- und Unterstandes auf die Naturverjüngung von Traubeneiche (<i>Quercus petraea</i> (MATT.) LIEBL.) – Eine Simulationsstudie	 129
1. Einleitung	130
2. Material & Methoden	132
2.1. Das Eichenverjüngungsmodell <i>oak-lay</i>	132
2.1.1. Modellierung des Eichenwachstums	132
2.1.2. Parametrisierung der Entitäten	134
2.1.3. Klimainput	135
2.2. Behandlungsmaßnahmen	136
2.3. Simulationsexperimente	137
2.3.1. Grundeinstellungen, Messgrößen und statistische Auswertung	137
2.3.2. Kontrollvarianten	139
2.3.3. Unterschiedliche Kulturpflegeintensitäten	139
2.3.4. Kombination und Vergleich verschiedener Behandlungsmaßnahmen .	140
3. Ergebnisse	141
3.1. Datenüberblick	141
3.2. Auswertung Mortalität	144
3.3. Analyse Kronenschlussgrad	145
3.4. Räumliche Auswertung	148
4. Diskussion	152

V. Allgemeine Diskussion & Ausblick	161
1. Allgemeine Diskussion	162
1.1. Hauptergebnisse	162
1.2. Einordnung von <i>oak-lay</i> in die Waldwachstumsmodellierung	164
1.3. Methodendiskussion	165
2. Ausblick	168
 Zusammenfassung & Verzeichnisse	 173
A. Zusammenfassung	174
B. Abbildungsverzeichnis	177
C. Tabellenverzeichnis	181
D. Abkürzungsverzeichnis	183

Teil I.

Allgemeine Einleitung

1. Ausgangssituation

In Deutschland sind die Stieleiche (*Quercus robur* L.) und die Traubeneiche (*Quercus petraea* (MATT.) LIEBL.) die prominentesten Vertreter in der Gattung der Eichen, da diese in den temperierten sommergrünen Laubwäldern Europas weit verbreitete Arten sind (BOHN et al. 2004). Diese Eichenarten haben ausgezeichnete Eigenschaften als Bau- und Brennholz. In der Vergangenheit waren sie auch besonders begehrt für die sogenannte Waldweide. Bis zur Einführung der Kartoffel wurden die Stiel- und die Traubeneiche für die Nutzung in Nieder- und Mittelwäldern eingebracht und gefördert (HASSEL 1985; MANTEL 1990; OSTERMANN 2002). Daher hat die Eiche auch aus kulturhistorischer Sicht einen wichtigen Stellenwert in Deutschland (AAS 2006).

Heutzutage kommt diese Form der Nutzung allerdings nur noch sehr selten vor und der Eiche kommt eine neue Bedeutung zu (BURSCHEL & HUSS 1996). So wurde bereits erkannt, dass die besagten Eichenarten eine große Rolle für den Erhalt seltener und gefährdeter Arten spielen (LANDESANSTALT FÜR UMWELTSCHUTZ BADEN-WÜRTTEMBERG 2000; JEDICKE & HAKES 2005). Es ist bekannt, dass alte Eichen Lebensraum für Vögel, xylobionte Tierarten oder Kryptogamen schaffen (MÜLLER et al. 2005; WALENTOWSKI & WINTER 2007). Die Erhöhung des Eichenanteils in deutschen Wäldern ist daher wünschenswert.

Der allgemeine Zustand der Eichen in Deutschland bleibt derzeit jedoch alarmierend. Obwohl anthropogene Schäden gegenüber 2010 um 10 % zurückgingen (SCHUTZGEMEINSCHAFT DEUTSCHER WALD 2011), lagen die Schäden für die Eiche laut Waldzustandsbericht 2011 bei deutlichen 41 %.

Eichenbestände sind ferner durch eine Reihe von Schaderregern bedroht. Für den Anfang des 20. Jahrhunderts sind bedeutende Schäden durch Insektenbefall und Mehltau in der Folge von Grundwasserschwankungen und Trockenheit nachgewiesen (HERTZ-KLEPTOW 1949; JONES 1959). Bedeutende Schäden verursacht auch der Eichenwickler (*Tortrix viridana* L.), durch dessen Befall sich nachgewiesenermaßen die Abstände der sogenannten Mastjahre verlängerten (SEEGER 1930).

Die Zukunft der Eiche ist in Deutschland allerdings offen. DOHRENBUSCH (1996), THOMASIU & SCHMIDT (2003) und MEYER et al. (2006) prognostizieren ihr auf großen Flächen der natur-

nahen Waldwirtschaft, die besser wasserversorgt sind, einen Rückgang. Andererseits wird den Eichenarten durch ein wärmeres und trockeneres Klima ein neues Potential eröffnet. So mutmaßen [UMWELTBUNDESAMT \(2006\)](#), [KÖLLING et al. \(2007\)](#) und [UMWELTBUNDESAMT \(2007\)](#), dass in Regionen, in denen Klimaveränderungen einen Temperaturanstieg und geringere Wasserverfügbarkeit verursachen, die Buche sich zurückziehen und dort ihren Rang als vorherrschende Baumart verlieren wird. Sofern es möglich ist, die Verjüngung von Eichen zu etablieren, könnten diese sich in derartigen Regionen zur neuen Hauptbaumart entwickeln. Eine erfolgreiche Verjüngung von Eichen ist allerdings ohne menschliche Hilfe kaum umzusetzen ([BURSCHEL & HUSS 1996](#)), auch wenn es keine Seltenheit ist, wenn einjährige Sämlinge im Wald angetroffen werden ([KÜHNE 2004](#)). Dass diese ohne Pflegemaßnahmen oder dergleichen oft ausfallen (d.h. sterben), ist in einigen Untersuchungen bereits dokumentiert ([WOLF et al. 2005](#); [MEYER et al. 2006](#)). Wildschäden, die Ausprägung der Begleitvegetation in der Krautschicht sowie die Zusammensetzung der Strauchschicht, sind die maßgeblichen Faktoren, die die Verjüngung beeinflussen und komplex miteinander verwoben sind. Die Begleitvegetation in der Krautschicht wirkt sich besonders auf die Lichtversorgung von Eichensämlingen und vor allem Jungeichen ([JONES 1959](#); [ELLENBERG 1996](#); [SIEBEL & BOUWMA 1998](#)) und den Wasserhaushalt des Standortes aus ([CATER & BATIC 2006](#)). Ein weiterer wichtiger Punkt ist der Verbiss von Jungeichen, der hauptsächlich durch Schalenwild verursacht wird ([GILL 1992](#); [SENN & HÄSLER 2005](#)). Eine Erforschung der Ursachen des Problems der erfolgreichen Eichennaturverjüngung, sowie die Entwicklung von geeigneten Pflegemaßnahmen zur Förderung des Jungwuchses sind daher von entscheidender Bedeutung.

2. Stand des Wissens

2.1. Systematische Literaturrecherche

Diese Arbeit greift auf eine Vielzahl an inhaltlichen Schwerpunkten zurück, zu denen relevante Literatur nachfolgend methodisch aufgearbeitet wurde. Eine systematische Vorgehensweise bei der Recherche ist dabei von großer Wichtigkeit, um einen umfassenden Überblick über das Forschungsfeld zu erhalten. Ausgehend von der Zielstellung dieser Arbeit wurden mehrere systematische Literaturrecherchen durchgeführt. Der Rechenschwerpunkt lag einerseits auf der Nutzung von individuen-basierten Modellen für die Beschreibung von Baumverjüngung und andererseits auf Forschungsarbeiten zur Traubeneiche.

Diese Recherche verfolgt konkret die Beantwortung folgender Fragestellungen:

1. Welche Ansätze der Modellierung von Waldökosystemen gibt es?
2. Welche Rolle spielt der individuen-basierte Ansatz in der Modellierung von Waldökosystemen?
3. Wie wird Verjüngung in solchen Modellen berücksichtigt?
4. Wie sind die aktuellen Erkenntnisse zur Verjüngungsökologie der Traubeneiche?

Die Durchführung von Literaturrecherchen folgt einer festgelegten Methodik, die sich in der wissenschaftlichen Praxis bewährt hat. Dabei wurden gängige wissenschaftliche Literaturdatenbanken nach einer bestimmten Strategie durchsucht. Hierfür wurde die Schlagwortsuche gewählt, bei der bestimmte Schlagwörter durch Operatoren miteinander kombiniert werden, um allgemeine Suchergebnisse näher einengen zu können und so relevante Literatur zu identifizieren. Bei der Auswahl wurde ein verstärktes Augenmerk auf sogenannte *reviews* gelegt, die als Sekundärliteratur gelten und im Idealfall bereits eine umfassende Zusammenfassung des gesuchten Themenfeldes bieten. Da diese auch gerne in jüngeren Veröffentlichungen zitiert werden, bot es sich an solche *reviews* einer Zitationssuche (*citations search*) zu unterziehen. Dabei werden Veröffentlichungen gesucht, die ebensolche *reviews* zitieren. Weiterhin

wurden gängige Lehrbücher als Tertiärliteratur und die Befragung von Experten für die Suche nach relevanter Literatur genutzt.

Für die Literaturrecherchen wurden keine Restriktionen bezüglich der Zeit seit der Veröffentlichung gemacht. Die Suchterme für die einzelnen Schwerpunktthemen werden in den jeweiligen Kapiteln grafisch dargestellt. Abbildung 2.1 zeigt zum Beispiel die grafische Aufarbeitung des Suchterms für die erste Fragestellung. Die Suche besteht aus einer Kombination der Begriffe innerhalb der verschieden durchbuchstabilten Boxen. In einer Box werden die Suchbegriffe durch den Operator OR gesucht. Das bedeutet, dass eines der Wörter im Topic, also im Titel, in der Zusammenfassung oder den Schlüsselwörtern vorkommen muss. Die einzelnen grauen Boxen sind durch den Operator AND miteinander verbunden, so dass aus jeder grauen Box ein Begriff mindestens vorkommen muss. Zusammenfassend bedeutet das, dass mindestens je ein Begriff aus den Boxen A, B, C und D vorkommen muss. Zusätzlich muss ein Begriff aus den Boxen E oder F auftauchen. Da die Hauptliteratur in der englischen Sprache verfasst ist, wurden ausschließlich englische Fachbegriffe gewählt. Die Zeichen * und ? stellen fest, dass verschiedene Schreibweisen und Worterweiterungen in der Suche mit berücksichtigt wurden. Das Fragezeichen ersetzt einen unbekannten Buchstaben, während das Sternchen für mehrere unbekannte Buchstaben steht. Bezogen auf Abbildung 2.1 bedeutet dies zum Beispiel, dass der Begriff *Forest?* unter anderem *Forests* und *Forest* miteinbezieht. Nicht miteinbezogen würde das Wort *Forestation*, da hier auf den Stammbegriff mehrere Buchstaben folgen. Dieser Begriff käme bei der Nutzung eines Sternchens in das Suchraster. In der wissenschaftlichen Welt existiert eine Vielzahl an fachbezogenen Datenbanken, die Literatur oder Zitationen sammeln. Um eine breite Palette der Datenbanken einheitlich abdecken zu können, wurden die Suchmaschinen *Web of Science* und *Google Scholar* genutzt. Zu *Google Scholar* sei noch angemerkt, dass es nicht bekannt ist welche Datenbanken und weiteren Bereiche des Internets konkret durchsucht werden. Auffällig ist, dass es zu sehr hohen Trefferzahlen bei *Google Scholar* kommt, so dass angenommen werden kann, dass *Google Scholar* auch nicht-wissenschaftliche Datenbanken durchsucht und Ergebnisse für ein und dieselbe Veröffentlichung aus unterschiedlichen Datenbanken mehrfach listet. *Google Scholar* eignet sich allerdings hervorragend, um gezielt bestimmte Literatur und deren Bezugsquelle zu lokalisieren.

In den nachfolgenden Kapiteln werden die verwendeten Suchterme für jede der Recherchen kurz erläutert. Ebenso werden die Resultate vorgestellt.

2.2. Kategorisierung von Waldwachstumsmodellen

Die Suche für diese Fragestellung ergab eine Trefferzahl von 1696. Nach der Erstdurchsicht der Titel der Ergebnisse konnte die Recherche auf 345 reduziert werden. Diese wurden schrittweise näher gesichtet, um sie auf Relevanz zu prüfen. Teilweise wurden ebenso Zitationen innerhalb der Literatur für die Erweiterung der eigenen Literaturdatenbank genutzt.

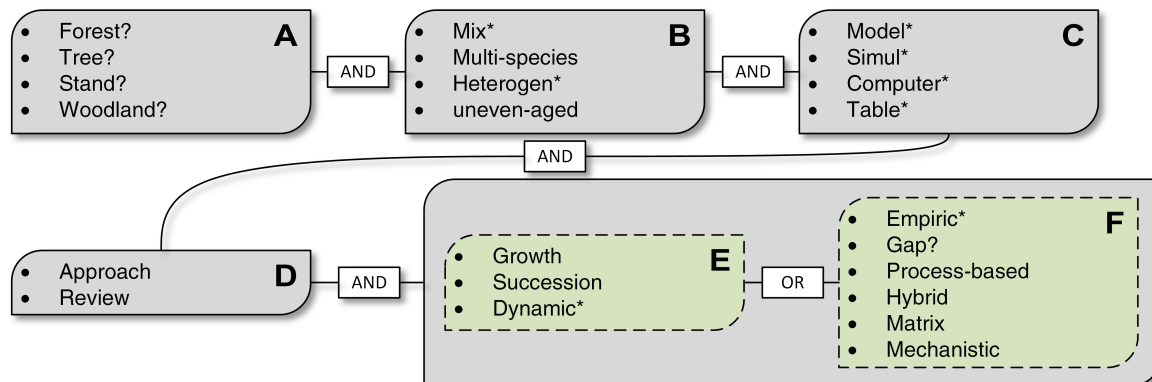


Abbildung 2.1.: Suchbegriffe für die Recherche von relevanter Literatur. Schlüsselbegriffe innerhalb der Boxen wurden durch den Operator *OR* und zwischen den Boxen mit dem Operator *AND* kombiniert. Trunkationssymbole sind ? für einen Buchstaben und * für eine Gruppe von Buchstaben.

Eine standardisierte Kategorisierung von forstwissenschaftlichen Modellen gibt es nicht, da eine eindeutige Abgrenzung verschiedener Modelltypen oder –ansätze oft nicht möglich ist und diese in ihrer Funktionsweise oft ineinandergreifen und damit in Beziehung zueinander stehen. Die fehlende Standardisierung liegt darin begründet, dass jedes entwickelte Modell einzigartig ist. Trotzdem können Modelle unter verschiedenen Gesichtspunkten eingeordnet werden.

Abbildung 2.2 zeigt hier beispielhaft die Beziehung verschiedener Modellierungsansätze für die Beschreibung von Waldbeständen und macht den Zusammenhang deutlich. So können beispielsweise durch die Aggregation von Zustandsvariablen aus Einzelbaummodellen (*Individual Tree Models*) Werte für die Beschreibung von ganzen Beständen abgeleitet werden. Dadurch würde theoretisch ein Bestandesmodell (*Whole Stand Model*) auf Basis eines Einzelbaummodelles entstehen.

PRETZSCH (2019) zeigt in Abbildung 2.3 noch einmal die zunehmende Komplexität und Verknüpfung verschiedener Modelltypen anhand einer Einordnung dieser in eine zeitliche und räumliche Dimension. Für die Entwicklung von Modellen gilt dabei der Grundsatz, dass der Komplexitätsgrad eines Modells durch seinen Zweck und den Systemkenntnisstand

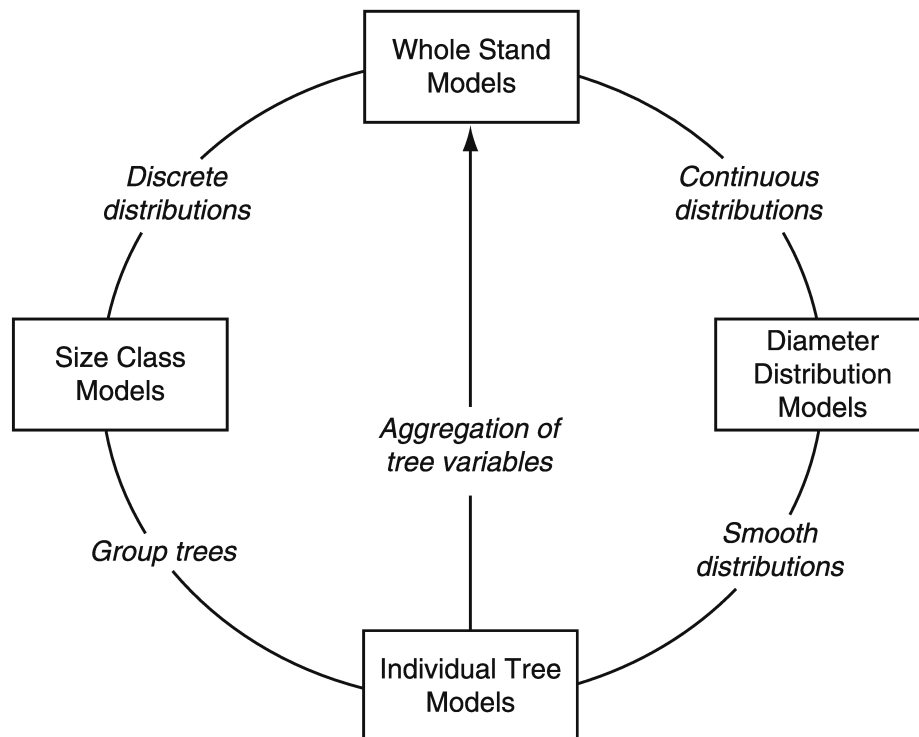


Abbildung 2.2.: Beziehungen zwischen Ansätzen der Modellierung von Waldbeständen (BURKHART & TOMÉ 2012).

bestimmt wird. Mit dem Komplexitätsgrad einher geht dabei die zeitliche und räumliche Dimension eines Modells. Diese Grafik macht besonders gut den hierarchischen Aufbau verschiedener Modelltypen deutlich.

Der dortige Ansatz der Kategorisierung ist zum Beispiel die Unterscheidung von Modellen nach dem Objekt, das beschrieben wird. Dies reicht von der zellularen Ebene über den Einzelbaum, einen Bestand bis zur Landschaftsebene. Andere Ansätze sind die Unterteilung der Modelle durch ihren Detailgrad, die räumliche Auflösung oder das zugrunde gelegte methodische Konzept (Empirische oder prozess-basierte Modelle).

Ein weiterer wichtiger Begriff sind die Modelle, die als Managementmodelle zusammengefasst werden. Bei dieser Form der Kategorisierung sind Modelle gemeint, die als Entscheidungshilfe für das Management von Waldökosystemen entwickelt wurden. Als Prototyp hierfür gelten die Ertragstafeln, welche in ihrer Ursprungszeit auch Erfahrungstabellen genannt wurden (HARTIG 1795). Die ersten Ertragstafeln gehen auf OETTELT (1765), HENNERT (1791), PAULSEN (1795) und COTTA (1821) zurück. Damals lag der Schwerpunkt noch bei der Vorhersage von holzproduktionsspezifischen Parametern unter der Annahme von Reinbeständen. Aufgeteilt wurden diese nach Baumarten, Bonität und Behandlungskonzept. Bis heute sind Ertragstafeln ein wichtiges Entscheidungsinstrument im Zuge forstwirtschaftlicher Planung oder bei der Bewertung von Waldbeständen. Die zunehmende Sichtweise auf

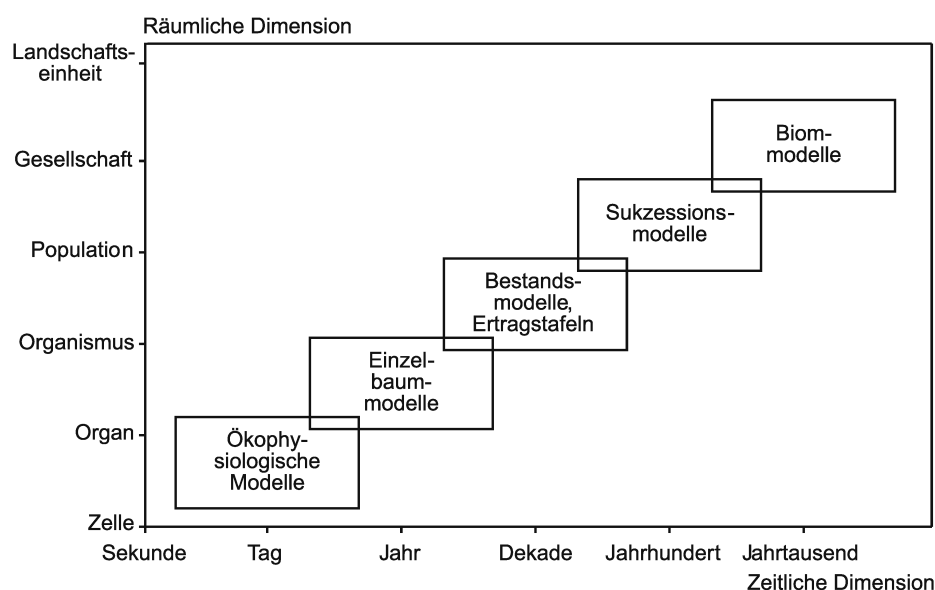


Abbildung 2.3.: Von ökophysiologisch basierten Prozessmodellen über Managementmodelle bis zu Sukzessions- und Biommodellen nimmt die räumliche und zeitliche Aggregation bei der Nachbildung der Prozesse und Strukturen zu (PRETZSCH 2019).

den Wald hinsichtlich seiner Multifunktionalität machte im Laufe des letzten Jahrhunderts in der Forstwirtschaft einen Paradigmenwechsel notwendig, der insbesondere Mischbestände in den Fokus rücken lies. Dies bedeutete auch sich ändernde Anforderungen an die Waldwachstumsmodellierung, denen die klassischen Ertragstafeln nicht gerecht werden konnten.

In der Literatur findet sich eine Vielzahl von Ansätzen Mischbestandsmodelle zu kategorisieren. So konzeptioniert KURTH (1994) diese grundsätzlich in empirisch, prozess-basiert und strukturell. Wie oben angedeutet gibt es die Einordnung durch hierarchische Level (LISCHKE 2001; PRETZSCH 2001; PRETZSCH 2019). Ebenso werden andere Parameter zur Einordnung herangezogen (MUNRO 1974; SHUGART 1984; VANCLAY 1994; HOULLIER 1995; LIU & ASHTON 1998; FRANC et al. 2000; PORTÉ & BARTELINK 2002; PRETZSCH et al. 2008). Aufbauend auf dem Modellobjekt, der räumlichen und zeitlichen Auflösung und der Modellanwendung hat LISCHKE (2001) zehn Modellkategorien definiert, die durch FABRIKA & PRETZSCH (2013) und FABRIKA et al. (2018) modifiziert wurden (Siehe Abbildung 2.4) und für das bessere Verständnis in der geläufigen englischen Bezeichnung angegeben sind:

1. *Eco-physiological tree models* (HAUHS et al. 1995)
2. *Functional-structural plant models* (PRUSINKIEWICZ & LINDENMAYER 2012)
3. *Big leaf models* (LANDSBERG & WARING 1997)
4. *Empirical distance-dependent tree models* (EK & MONSERUD 1974)

5. *Empirical distance-independent tree models* (WYKOFF et al. 1982)
6. *Tree gap models* (BOTKIN et al. 1972)
7. *Cohort gap models* (BUGMANN 1996)
8. *Distribution models* (CLUTTER 1963)
9. *Stand models* (ASSMANN & FRANZ 1965)
10. *Biome models* (HOLDRIDGE 1947)

Es wird deutlich, dass das wissenschaftliche Forschungsfeld zur Waldwachstumsmodellierung sehr vielfältig und komplex ist und eine eindeutige Definition und Kategorisierung verschiedener Modelle nicht dem wissenschaftlichen Konsens unterliegt.

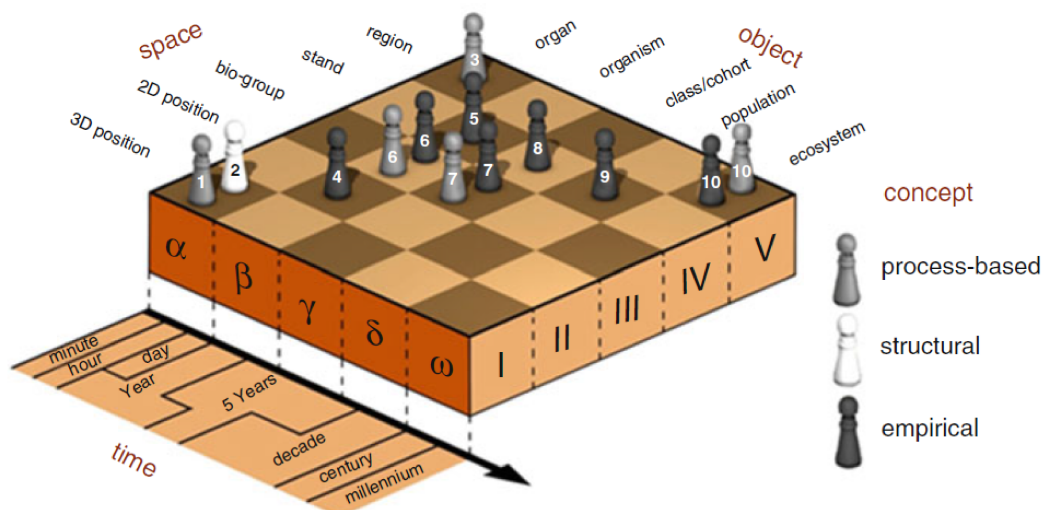


Abbildung 2.4.: Klassifikation von Modellen anhand von Objekt, Raum, Zeit und Konzept. Die Schachfiguren stellen die zehn Kategorien dar: *ecophysiological tree models* (1), *functional-structural plant models* (2), *big-leaf models* (3), *empirical distance-dependent tree models* (4), *empirical distance-independent tree models* (5), *tree gap models* (6), *cohort gap models* (7), *distribution stand models* (8), *population stand models* (9) und *biome models* (10). Die Position der Schachfiguren stellt die Einordnung der Kategorien nach den Kriterien (Zeit, Raum und Objekt) dar. Die zeitliche Auflösung korreliert mit dem Objekt. Die Farbe der Schachfiguren definiert das zugrunde liegende Konzept (aus FABRIKA et al. 2018).

Übersichten und Zusammenfassungen zum Forschungsfeld der Waldwachstumsmodellierung finden sich bei VUOKILA (1965), FRIES (1974), DUDEK & EK (1980), STERBA (1989), WENK et al. (1990), PRETZSCH (1992a), VANCLAY (1994), FRANC et al. (2000), PRETZSCH (2001), GADOW (2003), WEISKITTEL et al. (2011), BURKHART & TOMÉ (2012) und PRETZSCH (2019). Da die Thematik als sehr komplex zu bewerten ist, vermitteln die genannten Veröffentlichungen

meistens nur Ausschnitte der Waldwachstumsmodellierung. Weitere Vorstellungen von Modellansätzen finden sich bei [MONSERUD \(1975\)](#), [WYKOFF et al. \(1982\)](#), [SHUGART \(1984\)](#), [MÄKELÄ & HARI \(1986\)](#), [GADOW \(1987\)](#), [MOHREN \(1987\)](#), [PUKKALA \(1987\)](#), [KIMMINS \(1993\)](#), [HASENAUER \(1994\)](#), [BOSSEL \(1996\)](#), [KURTH \(1999\)](#) und [NAGEL \(1999\)](#).

2.3. Individuen-basierte Modelle in der Waldwachstumsforschung

Die Suchstrategie für diese Recherche wurde nach einer ähnlichen Strategie durchgeführt wie die Recherche aus dem vorherigen Kapitel. Die Suchbegriffe und deren Kombination sind in [Abbildung 2.5](#) dargestellt. Die Suche ergab eine Rohauswahl von 1355 Suchergebnissen.

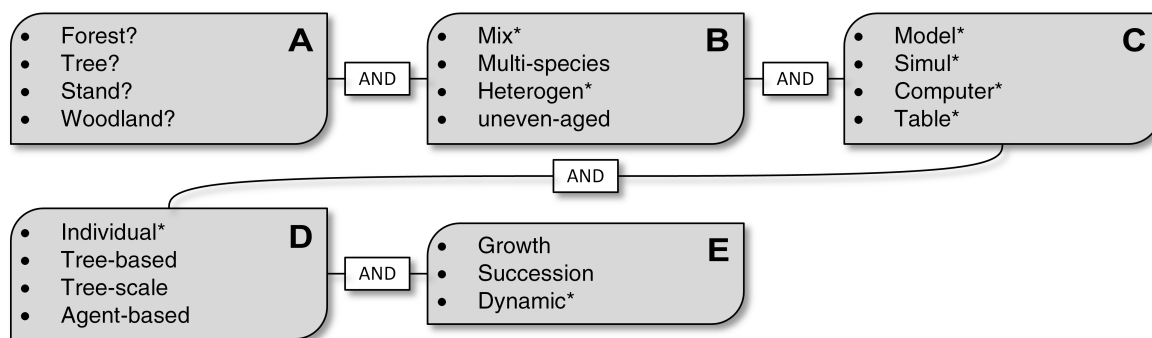


Abbildung 2.5.: Suchbegriffe für die Recherche von relevanter Literatur. Schlüsselbegriffe innerhalb der Boxen wurden durch den Operator OR und zwischen den Boxen mit dem Operator AND kombiniert. Trunkationssymbole sind ? für einen Buchstaben und * für eine Gruppe von Buchstaben.

Bei individuen-basierten Waldwachstumsmodellen wird der individuelle Baum als zentrale Größe angenommen. Ziel bei dieser Form der Modellierung ist es, die emergenten Eigenschaften eines Systems erfassen und beschreiben zu können. Emergente Eigenschaften sind abgeleitete Eigenschaften von systembildenden Individuen. Erst durch Interaktion zwischen diesen Individuen entstehen dann solche Eigenschaften. Von einem einzelnen Individuum können solche Eigenschaften daher nicht abgeleitet werden. Der Informationsgehalt derartiger Modelle ist daher höher als bei einer Beschreibung mindestens auf Bestandesebene.

Eine schematische Darstellung der wesentlichen Prozesse in einem individuen-basierten Waldwachstumsmodell zeigt [Abbildung 2.6](#). Zu Beginn eines jeden Simulationslaufes wird das Modell initialisiert. In diesem Schritt werden die benötigten Eingangsparameter festgelegt oder generiert. In den nächsten beiden Prozessen wird eine Prognose eines jeden

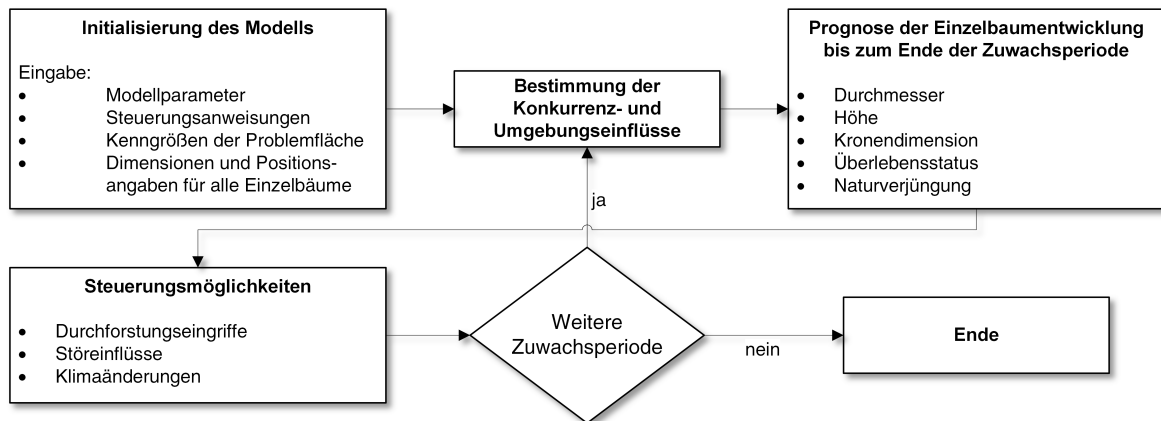


Abbildung 2.6.: Simulationsprozesse bei positionsabhängigen Einzelbaummodellen in schematischer Darstellung (verändert nach [EK & DUDEK 1980](#); [PRETZSCH 2019](#)).

Einzelbaums innerhalb des Simulationslaufes anhand von Schätzfunktionen durchgeführt. Als Größen können hier der Durchmesser, die Höhe oder andere Zustandsvariablen genutzt werden. Einen Einfluss auf die Einzelbaumentwicklung haben die Konkurrenz- und Umgebungseinflüsse. Diese werden auf unterschiedliche Art und Weise erfasst. Ein weiterer optionaler Prozess sind Steuerungsmöglichkeiten unterschiedlichster Art. Ein Simulationslauf wird solange wiederholt, bis die gewünschte Simulationsdauer erreicht ist. Als Zuwachspanode werden meist fünf oder weniger Jahre genutzt.

Für die Berechnung des Zuwachses werden in der Regel zwei grundlegende Ansätze verfolgt. Entweder wird der Zuwachs direkt über eine regressionsanalytische Funktion geschätzt oder die Berechnung erfolgt indirekt über die sogenannte Potentialmodifizierung. Bei der ersten Methode gehen Baumparameter und weitere Umweltparameter als erklärende Variable in eine Funktion ein. Ein Beispiel hierfür ist das amerikanische Modell *PROGNOSIS* von [WYKOFF et al. \(1982\)](#). Die Potentialmodifizierung wird über eine Funktion für den potentiellen Zuwachs und einen Korrekturfaktor umgesetzt. Die Funktion beschreibt darin das optimale Wachstum, das eintreten würde, wenn kein Konkurrenzeinfluss gegeben wäre. Durch Multiplikation mit dem Korrekturfaktor, der zwischen den Werten 0 und 1 liegt, wird die Konkurrenz berücksichtigt.

Für den Einfluss von Konkurrenz auf das Wachstum gibt es wiederum zwei grundsätzliche Ansätze. Ist für die Berechnung von Konkurrenzeinfluss die Distanz zu Nachbarbäumen von Bedeutung, spricht man von distanzabhängigen Einzelbaummodellen. Das Gegenstück hierzu sind die distanzunabhängigen Einzelbaummodelle.

Distanzunabhängige Einzelbaummodelle können die Konkurrenzverhältnisse entweder über Dichtemaße (zum Beispiel der Bestockungsgrad) berücksichtigen oder es wird die individuelle Wuchskonstellation im Bestand quantifiziert. Für letzteres gibt es eine Vielzahl von

Ansätzen. Zu nennen wären hier eine Quantifizierung über die Perzentile der Grundflächen-Häufigkeitsverteilung (WYKOFF et al. 1982), das Kreissegmentverfahren (ALEMDAG 1978), Rasterung der Bestandesfläche (FABER 1981; FABER 1983; NAGEL 1986) und Standflächenpolygone (BROWN 1965; JACK 1967; FRASER 1977; PELZ 1978).

Bei den distanzabhängigen Einzelbaummodellen werden Nachbarbäume nach einem bestimmten Schema als solche ausgewählt und dann in die Berechnung des Konkurrenzeinflusses einbezogen. Als Auswahlverfahren sind der Suchradius (HEGYI 1974), Kronenüberlappung (BELLA 1971; ALEMDAG 1978; PRETZSCH 1992b), die horizontale Winkelzählprobe (LORIMER 1983; TOMÉ & BURKHART 1989) und die vertikale Winkelzählprobe (PUKKALA & KOLSTRÖM 1987; PUKKALA 1989; BIGING & DOBBERTIN 1992; PRETZSCH 1995) die gängigen Ansätze. Um den Konkurrenzeinfluss darauf aufbauend zu quantifizieren, gibt es drei Ansätze. Die Überlappung von Einflusszonen (BELLA 1971), Verhältnisbildung zwischen Stammdimensionen (JOHANN 1982; JOHANN 1983; MARTIN & EK 1984) oder über die Kronendimensionen (BIGING & DOBBERTIN 1992; BACHMANN 1998). Übersichten zu dem Thema finden sich bei DALE et al. (1985), BIGING & DOBBERTIN (1992) und BACHMANN (1998).

Tabelle 2.1.: Distanzabhängige und –unabhängige Einzelbaummodelle mit Anwendungsbeispielen.

Modelltyp	Modellname	Veröffentlichungen
Distanz-abhängige Modelle	-	PUKKALA et al. (1994), COURBAUD et al. (1996), MORAVIE et al. (1997), PUKKALA et al. (1998), VETTENRANTA (1999) und CHUMACHENKO et al. (2003)
	ARCADIA	WILLIAMS (1996)
	COMMIX	BARTELINK (1998)
	FINNFOR	KELLOMÄKI & VÄISÄNEN (1997)
	FOREST	EK (1974)
	FORMOSAIC	LIU & ASHTON (1998)
	SILVA 2	PRETZSCH (1992b), PRETZSCH (1995), KAHN & PRETZSCH (1997), KNOKE (1998), HANEWINKEL & PRETZSCH (2000) und PRETZSCH et al. (2002)
	SORTIE	PACALA et al. (1993) und PACALA et al. (1996)
	SYMFOR	MCLEISH (1999) und PHILLIPS et al. (2000)
	TROLL	CHAVE (1999)
Distanz-unabhängige Modelle	-	SIEKIERSKI (1991), POKER (1993), McTAGUE & STANSFIELD (1995) und WIMBERLY & BARE (1996)
	BOJRES	CARPENTIER (1996)
	BWIN-PRO	NAGEL (1999), NAGEL et al. (2002), NAGEL & SCHMIDT (2006) und DÖBBELER et al. (2011)
	FIRE-BGC	KEANE et al. (1996)
	PROGNAUS	MONSERUD et al. (1997) und STERBA & MONSERUD (1997)
	PROGNOSIS	WYKOFF et al. (1982) und BARE & OPALACH (1987)

Bei diesen genannten Ansätzen werden Wachstum und Konkurrenz anhand empirischer Beziehungen hergeleitet. Eine weitere Alternative sind mechanistische Ansätze, bei denen Wachstum und Konkurrenz funktionell definiert sind. Beispiele hierfür sind die Modelle COMMIX (BARTELINK 2000), ARCADIA (CHAVE 1999) und TROLL (WILLIAMS 1996).

Historisch betrachtet wurde das erste Einzelbaummodell 1963 von [NEWNHAM \(1964\)](#) entwickelt und veröffentlicht. Dabei handelt es sich um ein Modell für Douglasienreinbestände. Daraufhin folgte eine ganze Reihe weiterer Einzelbaummodelle, welche alle für die Beschreibung von Reinbeständen entwickelt wurden ([LEE 1967](#); [MITCHELL 1969](#); [LIN 1970](#); [BELLA 1971](#); [ARNEY 1972](#); [MITCHELL 1975](#)). Eine erstmalige Berücksichtigung von ungleichaltrigen Mischbeständen gab es bei [EK & MONSERUD \(1974\)](#) und [MONSERUD \(1975\)](#). Erste Modelle aus dem deutschsprachigen Raum stammen von [SCHNEIDER & KREYSA \(1981\)](#), [STERBA \(1983\)](#), [STERBA \(1989\)](#) und [STERBA \(1990\)](#). Eine Übersicht über verschiedene Einzelbaummodelle unterschiedlichen Typs bietet Tabelle 2.1. Außerdem sind Veröffentlichungen angegeben, die mit diesen Modellen arbeiten.

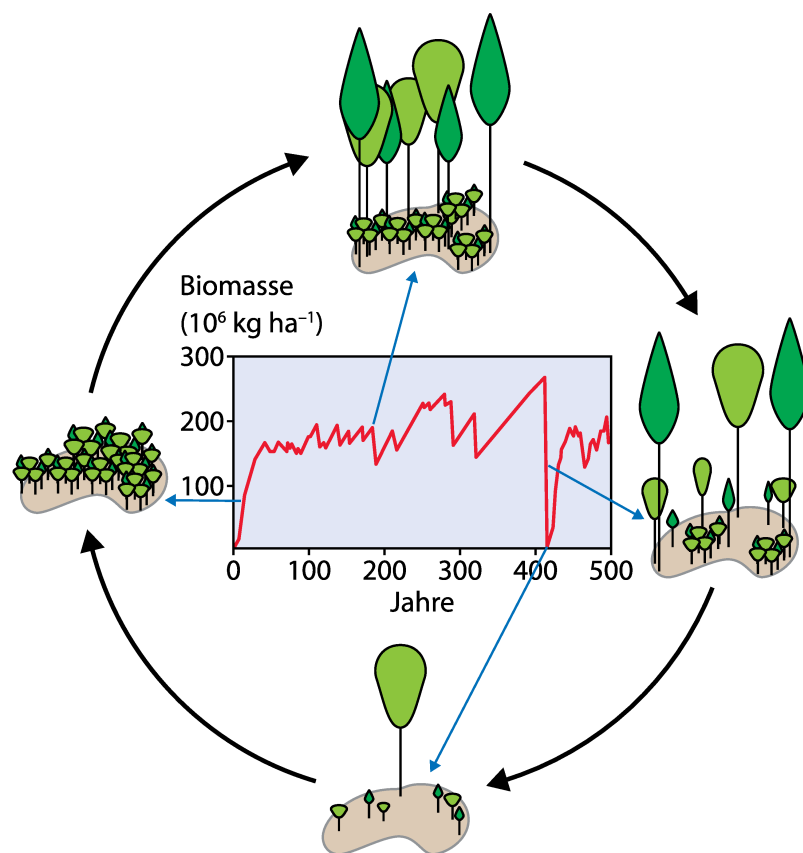


Abbildung 2.7.: Kleinflächenmodelle zeigen einen charakteristischen Zyklus, der sich in der Alterskurve des Biomassevorrats widerspiegelt (nach [SHUGART 1984](#); [BARTSCH & RÖHRIG 2015](#)).

Einen Sonderfall der individuen-basierten Waldmodelle stellen die sogenannten Kleinflächenmodelle (*gap models*) dar, die in der Einteilung von [FABRIKA et al. \(2018\)](#) eigene Kategorien bilden. In ihrer Grundidee folgen Kleinflächenmodelle dem Mosaik-Zyklus-Konzept ([REMERT 1991](#); [SCHMIDT 1991](#)). Dieses besagt, dass sich Waldökosysteme größerer Ausdehnung mosaikartig aus kleineren Teilflächen zusammensetzen. Auf diesen Kleinflächen wird unter-

stellt, dass die Waldentwicklung nach dem Zyklus aus Abbildung 2.7 abläuft. Durch Ausfall eines Altbaumes werden die Wuchsbedingungen für nachwachsende Individuen verbessert, so dass diese die entstandene Lücke schließen. Durch Selbstdifferenzierung reduziert sich die Individuenzahl bei wachsender Biomasse allmählich, bis sich der Kreislauf schließt.

Anders als die vorher vorgestellten Einzelbaummodelle bilden Kleinflächenmodelle einen Untersuchungsschwerpunkt auf naturnahe Waldökosysteme und deren Konkurrenz- und Sukzessionsdynamiken. Objekt der Modellierung ist hier allerdings, ebenso wie bei den Einzelbaummodellen, der individuelle Baum.

Deren Wachstum wird beispielsweise bei den ersten Kleinflächenmodellen von [BOTKIN et al. \(1972\)](#) und [SHUGART \(1984\)](#) durch die oben genannte Potentialmodifizierung realisiert. Es wird also der potentielle Zuwachs durch verschiedene Faktoren reduziert. Allerdings werden diese Faktoren nicht aus den individuellen Wuchsbedingungen gebildet, sondern über die mittleren Wuchsbedingungen der Kleinfläche.

Durch ihre Architektur bieten Kleinflächenmodelle ein wichtiges Instrument für die Vorhersagen und Untersuchungen von Waldökosystemen im Rahmen der Klimafolgeforschungen. Anwendungsbeispiele hierfür finden sich bei [LEEMANS & PRENTICE \(1987\)](#), [PRENTICE & LEEMANS \(1990\)](#), [KELLOMÄKI & VÄISÄNEN \(1991\)](#), [KIENAST & KRÄUCHI \(1991\)](#), [POST & PASTOR \(1996\)](#) und [LINDNER \(2000\)](#). Diese und weitere Beispiele für Kleinflächenmodelle sind noch einmal in Tabelle 2.2 aufgelistet. Hervorzuheben sind hier auch die umfangreichen Arbeiten rund um die Modelle *FORMIND* ([KÖHLER 2000](#)) und *FORCLIM* ([BUGMANN 1996](#)).

Tabelle 2.2.: Kleinflächenmodelle mit Anwendungsbeispielen.

Modelltyp	Modellname	Veröffentlichungen
Kleinflächen- modelle	-	BONAN (1989), BONAN et al. (1990), BOWES & SEDJO (1993) und KOLSTRÖM (1998)
	<i>FIRESUM</i>	KEANE et al. (1989) und KEANE et al. (1990)
	<i>FORCAT</i>	WALDROP et al. (1986)
	<i>FORCLIM</i>	FISCHLIN et al. (1995), BUGMANN (1996), BUGMANN (1997), BUGMANN & CRAMER (1998), BUGMANN et al. (2000), DIDION et al. (2009), BUGMANN & BIGLER (2011) und RASCHE et al. (2011)
	<i>FORECAST</i>	KIMMINS (1993)
	<i>FORECE</i>	KIENAST & KUHN (1988), KIENAST & KRÄUCHI (1991) und BUGMANN (1996)
	<i>FORENA</i>	SOLOMON et al. (1995)
	<i>FORET</i>	SHUGART & WEST (1977)
	<i>FORGRA</i>	JORRITSMA et al. (1999)
	<i>FORMIND</i>	KÖHLER (2000), KAMMESHEIDT et al. (2001), KÖHLER et al. (2001), GLAUNER et al. (2003), KÖHLER et al. (2003), HUTH et al. (2004), KÖHLER & HUTH (2004), HUTH et al. (2005), KÖHLER & HUTH (2007), RÜGER et al. (2007a), RÜGER et al. (2007b), RÜGER et al. (2007c), RÜGER et al. (2008), DISLICH et al. (2009), GROENEVELD et al. (2009), KÖHLER & HUTH (2010), PÜTZ et al. (2011), DISLICH & HUTH (2012), BOHN et al. (2014), GUTIÉRREZ et al. (2014), HARTIG et al. (2014), KAZMIERCZAK et al. (2014), PÜTZ et al. (2014), DANTAS DE PAULA et al. (2015), FISCHER et al. (2015), SHUGART et al. (2015), FISCHER et al. (2016), BOHN & HUTH (2017), CAZCARRA-BES et al. (2017), PAULICK et al. (2017), RÖDIG et al. (2017a), RÖDIG et al. (2017b), ARMSTRONG et al. (2018), BOHN et al. (2018), DANTAS DE PAULA et al. (2018), FISCHER et al. (2018), HILTNER et al. (2018), KNAPP et al. (2018a), KNAPP et al. (2018b), RÖDIG et al. (2018) und FISCHER et al. (2019)
	<i>FORSKA</i>	LEEMANS & PRENTICE (1987), PRENTICE & LEEMANS (1990), LEEMANS (1992) und LINDNER (2000)
	<i>FORSUM</i>	KRÄUCHI & KIENAST (1993)
	<i>FORTNITE</i>	HARRISON & INESON (1988)
	<i>JABOWA</i>	BOTKIN et al. (1972)
	<i>KIAMBRAM</i>	SHUGART et al. (1980)
	<i>KIWI</i>	BERGER & HILDENBRANDT (2000)
	<i>KOPIDE</i>	SHAO et al. (1994)
	<i>LINKAGES</i>	POST & PASTOR (1996)
	<i>MESOFON</i>	GRUETERS et al. (2014)
	<i>MIOMBO</i>	DESANKER & PRENTICE (1994)
	<i>NEWCOP</i>	YAN & ZHAO (1996)
	<i>OUTENIQUA</i>	DAALEN & SHUGART (1989)
	<i>SILVA</i>	KERCHER & AXELROD (1984)
	<i>SIMA</i>	VÄISÄNEN et al. (1992), TALKKARI & HYPEN (1996) und TALKKARI et al. (1999)
	<i>ZELIG</i>	SMITH & URBAN (1988), MOHREN et al. (1991), URBAN et al. (1991), COFFIN & URBAN (1993), BURTON & CUMMING (1995) und MILLER & URBAN (1999)
Kleinflächen- / Distanzabhängige Modelle	-	LETT et al. (1999)
	<i>SPACE</i>	BUSING (1991)

2.4. Die Rolle von Verjüngung in individuen-basierten Waldwachstumsmodellen

Die Suchstrategie für diese Recherche wurde nach einer ähnlichen Strategie durchgeführt wie die Recherche aus dem vorherigen Kapitel. Die Suchbegriffe und deren Kombination sind in Abbildung 2.8 dargestellt. Die Suche ergab eine Rohauswahl von 410 Suchergebnissen.

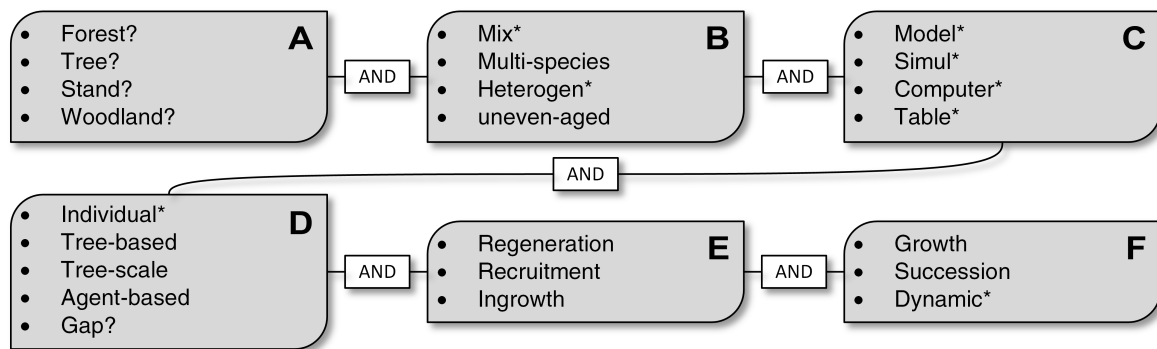


Abbildung 2.8.: Suchbegriffe für die Recherche von relevanter Literatur. Schlüsselbegriffe innerhalb der Boxen wurden durch den Operator *OR* und zwischen den Boxen mit dem Operator *AND* kombiniert. Trunkationssymbole sind ? für einen Buchstaben und * für eine Gruppe von Buchstaben.

2.4.1. Einteilung von Verjüngungsprozessen in bestimmte Modelltypen

Verjüngung durchläuft charakteristische Phasen, die bei der Modellierung berücksichtigt werden müssen. Während die Entwicklung und das Verständnis von Baumwachstum des Ober- oder Altbestandes bereits sehr fortgeschritten sind, ist es schwieriger die Prozesse rund um die Verjüngung zu erfassen, da die Zahl der beeinflussenden Faktoren deutlich höher ist. Hinzu kommen starke temporäre und räumliche Prozesse, die Geburt, Wachstum, Beeinträchtigungen und Mortalität von Setzlingen beeinflussen. Eine Übersicht über diese Prozesse bietet Abbildung 2.9.

Entsprechend der oben erwähnten Phasen erfolgt auch die Kategorisierung von Verjüngungsmodellen. Bei GADOW (2003) werden Verjüngungsmodelle zum Beispiel in drei Typen eingeteilt:

1. Ausbreitungsmodelle (Prozesselemente von der Blütenbildung bis zur Keimung)
2. Verjüngungsmodelle (Prozesselemente vom Sämling bis Erreichen der Brusthöhe)

3. Einwuchsmodelle (Prozesselemente vom Erreichen der Bruthöhe bis zur Kluppschwelle)

Eine ähnliche Einteilung gibt es bei [VANCLAY \(1994\)](#). Dieser teilt die Typen in *regeneration models*, *recruitment/ingrowth models* und *regeneration establishment models* ein. Bei letzterem handelt es sich um Verjüngungsmodelle, die nicht bei der Keimung starten, sondern in späteren Entwicklungsphasen einsteigen, wenn die Überlebenswahrscheinlichkeit höher ist (zum Beispiel [SCHWEIGER & STERBA 1997](#)).

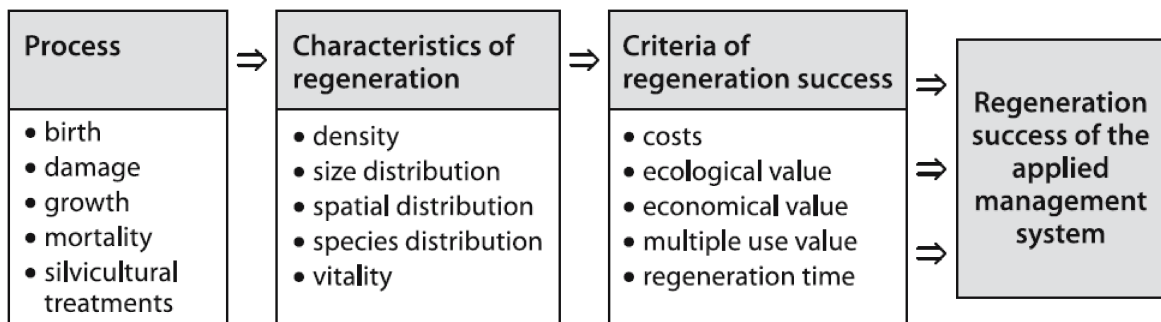


Abbildung 2.9.: Konzeptionelle Analyse der Prozesse, die Waldverjüngung beeinflussen (verändert nach [VALKONEN 2000](#); [MIINA et al. 2006](#)).

Bei der Terminologie im englischsprachigen Bereich herrscht allerdings keine einheitliche Linie. Dabei kommt es entweder zur Beschreibung verschiedener Phänomene mit denselben Bezeichnungen oder vice versa. Synonym werden in erster Linie die englischen Begriffe *regeneration* und *recruitment* angewandt. In [HELMS \(1998\)](#) wird *regeneration* als der etablierte Nachkomme eines Elter (*‘the established progeny from a parent’*) oder als die Sämlinge/Setzlinge in einem Bestand (*‘the seedlings or saplings existing in a stand’*) definiert. Der synonyme Begriff *recruitment* wird im Rahmen der Modellierung oft für Verteilungs- ([VANCLAY 1989](#); [NAKASHIZUKA 1991](#); [KOYAMA 1993](#); [ALDER 1997](#); [OSHO 1997](#)) oder distanzabhängige Einzelbaummodelle ([BUSING 1991](#); [PACALA et al. 1996](#); [MORAVIE et al. 1997](#); [LIU & ASHTON 1998](#); [CHAVE 1999](#)) verwendet.

Weitere Begriffe bezüglich der Verjüngung sind noch Etablierung (*establishment*) und Einwuchs (*ingrowth*). Ersterer bezeichnet das Ergebnis des Verjüngungsprozesses. In der deutschen Forstwirtschaft wird hierfür auch der Begriff einer gesicherten Verjüngung genutzt. Anwendungen des Begriffes finden sich bei [SHUGART & WEST \(1977\)](#), [LEEMANS & PRENTICE \(1987\)](#), [DAALEN & SHUGART \(1989\)](#), [MOHREN et al. \(1991\)](#), [SHAO et al. \(1994\)](#), [WILLIAMS \(1996\)](#) und [CHAVE \(1999\)](#). Der Begriff Einwuchs ist bereits oben kurz definiert. Er wird häufig in matrix-basierten Verteilungsmodellen verwendet ([EK 1974](#); [HANN 1980](#); [SOLOMON et al. 1986](#); [BUONGIORNO et al. 1995](#); [INGRAM & BUONGIORNO 1996](#); [FAVRICHON 1998](#)).

PORTÉ & BARTELINK (2002) behandeln unter anderem die Frage der Terminologie von Verjüngung in der Modellierung und kommen zu dem Schluss, dass *recruitment* als adäquatester Begriff für den Installationsprozess von neuen Setzlingen betrachtet werden kann.

2.4.2. Modellierungsansätze in prozess-basierten und Kleinflächenmodellen

Die Ansätze zur Modellierung der Verjüngungsprozesse unterscheiden sich nach den Modelltypen. In prozess-basierten Modellen, die biologische Prozesse gezielt wiedergeben, werden in der Regel Minimalwerte für Kohlenstoffgehalt und Blattanteil genutzt, um eine Initialisierung von Verjüngung anzunehmen (THORNTON 1998; PIETSCH & HASENAUER 2002). In Kleinflächenmodellen wird die Etablierung von Verjüngung als stochastischer Prozess modelliert, der in Abhängigkeit von speziesspezifischen Wertebereichen für Umweltparameter oder Eigenschaften steht (PRICE et al. 2001). Im ersten Kleinflächenmodell von BOTKIN et al. (1972) wurden neue Bäume ohne Einfluss des Altbestandes hinzugefügt. Stattdessen wurden diese unter Einhaltung einer Maximalzahl pro Raum- und Zeiteinheit mit bestimmten Werten für die Zustandsvariablen stochastisch innerhalb eines Bereiches generiert (SHUGART & WEST 1977; SHUGART et al. 1980; SHUGART 1984; WALDROP et al. 1986; LEEMANS & PRENTICE 1987; DAALEN & SHUGART 1989; BOTKIN 1993; DESANKER & PRENTICE 1994). Eine Alternative zur Bestimmung der Zahl der Setzlinge ist eine Maximalzahl pro Art festzulegen. Diese wird dann anhand ungünstiger Umweltbedingungen reduziert. Dies wird entweder durch limitierte Funktionen (MOHREN et al. 1991; JORRITSMA et al. 1999; MILLER & URBAN 1999) oder durch eine zufällige Überlebensrate (SHAO et al. 1994) umgesetzt. Im Modell SORTIE von PACALA et al. (1996) ist ein Verjüngungsmodell, das die Zahl von Nachkommen stochastisch pro Mutterbaum berechnet (Siehe auch RIBBENS et al. 1994). Einen mechanistischeren Ansatz verfolgt WALDROP et al. (1986) im Modell FORCAT, in dem die Samenverfügbarkeit einer Kleinfläche durch anwesende Mutterbäume und zusätzlich von außerhalb der Kleinfläche mittels Wahrscheinlichkeiten berechnet wird.

2.4.3. Modellierungsansätze in Einzelbaummodellen

Bei den Einzelbaummodellen ist für die Verjüngungsmodellierung von Bedeutung, ob diese distanzabhängig oder -unabhängig sind, da bei den abhängigen Modellen der räumlich-explizite Charakter hinzukommt. Dies macht erforderlich, dass auch die räumliche Ausbreitung von Sämlingen berücksichtigt werden muss. In diesen Modellen wird Verjüngung

daher auf Baumlevel generiert. Das bedeutet, dass Samen von einem Mutterbaum ausgehend verbreitet werden. Die Dichte von Nachkommen sinkt dabei mit der Entfernung zum Mutterbaum. Zur Modellierung von Verjüngung ist in den meisten Modellen ein Vorhandensein eines solchen Mutterbaums obligatorisch. Eine Ausnahme bildet zum Beispiel das Modell *FORMOSAIC* von [LIU & ASHTON \(1998\)](#). Dort werden auch Mutterbäume von Nachbarbeständen berücksichtigt. Weitere Ansätze mit Hilfe logistischer Regression finden sich bei [FERGUSON et al. \(1986\)](#), [FERGUSON & CARLSON \(1993\)](#), [SOLOMON et al. \(1995\)](#), [FERGUSON \(1997\)](#) und [SCHWEIGER & STERBA \(1997\)](#).

Bei den distanzunabhängigen wird Verjüngung auf Bestandeslevel modelliert. Die Zahl der Nachkommen findet hier Ausdruck in Form einer Funktion in Abhängigkeit von Bestandesdaten wie Grundfläche, Dichte oder Baumartenanteil ([McTAGUE & STANSFIELD 1995](#); [CARPENTIER 1996](#); [MONSERUD et al. 1997](#)). Die Mortalität von Verjüngung wird auch individuell über Zuwachs, Dimension oder Konkurrenz als Wahrscheinlichkeitsfunktion umgesetzt ([WYKOFF et al. 1982](#); [MONSERUD et al. 1997](#)).

2.4.4. Nichtparametrische Modellierung

Verjüngungsmodelle, die auf statistischen Ansätze beruhen, haben den Nachteil, dass sie eine sehr große Datenbasis benötigen. Als Grund wird die hohe Variabilität von Verjüngungsdaten genannt ([EK et al. 1997](#)). Eine Alternative zu den statistischen Ansätzen sind nichtparametrische Modelle. Dabei wird auf die Methode der Imputation zurückgegriffen. Konkret angewendet werden die Methoden der Imputationstabellen ([EK et al. 1997](#)), die Nächste-Nachbar- (*k-nearest neighbor*: k-NN) oder Ähnlichste-Nachbar-Klassifikation (*k-most similar neighbor*: k-MSN), Neuronale Netzwerke ([HASENAUER & MERKL 2000](#)) oder Entscheidungsbäume ([KINDERMANN et al. 2002](#)). Diese Ansätze benötigen keine Verteilungsannahmen und sind trotzdem multivariat. Der große Vorteil liegt aber in der effizienteren Nutzung von limitierten Daten. Weitere Anwendungen solcher Ansätze finden sich bei [EK et al. \(1997\)](#), [FROESE et al. \(2002\)](#), [HASSANI et al. \(2002\)](#) und [HASSANI et al. \(2004\)](#).

2.5. Zur Verjüngungsökologie der Eiche

Die Suchstrategie für diese Recherche wurde nach einer ähnlichen Strategie durchgeführt wie die Recherche aus dem vorherigen Kapitel. Die Suchbegriffe und deren Kombination sind in Abbildung 2.10 dargestellt. Da es aus ökologischer, waldbaulicher und genetischer Sicht große Gemeinsamkeiten bei den heimischen Eichenarten Stiel- und Traubeneiche gibt,

wurde die Stieleiche (*Quercus robur* L.) in die Suche einbezogen. Ebenso wurden synonyme wissenschaftliche Bezeichnungen der beiden Arten berücksichtigt. Die Suche ergab eine Rohauswahl von 611 Suchergebnissen.

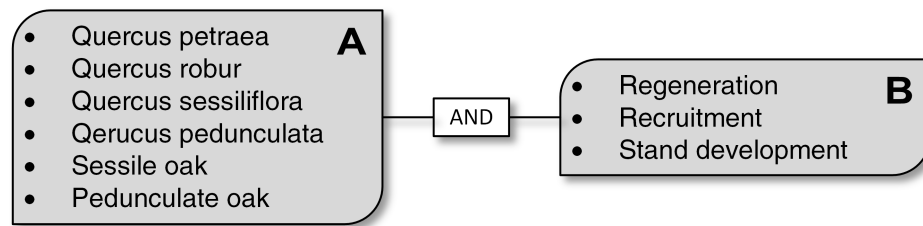


Abbildung 2.10.: Suchbegriffe für die Recherche von relevanter Literatur. Schlüsselbegriffe innerhalb der Boxen wurden durch den Operator *OR* und zwischen den Boxen mit dem Operator *AND* kombiniert. Trunkationssymbole sind ? für einen Buchstaben und * für eine Gruppe von Buchstaben.

Zur Verjüngungsökologie von Stiel- und Traubeneiche gibt es eine Reihe von Forschungsarbeiten. Der Schwerpunkt dieser Arbeiten liegt in der Untersuchung der Faktoren, die die Entwicklung von Jungwuchs wesentlich beeinflussen. Ein weiterer Schwerpunkt liegt in der waldbaulichen Umsetzung von Eichenverjüngung.

Beginnend bei der Entwicklung einer Eiche vom Samen, der Eichel, zeigt sich, dass Lichtverfügbarkeit in den ersten Jahren eine untergeordnete Rolle spielt. Für die Frühentwicklung einer Eiche ist dagegen das Gewicht der Eichel von größerer Bedeutung (SOLYMOS 1993; NILSSON et al. 1996; WELANDER & OTTOSSON 1998). Nach etwa zwei Jahren ist der Ressourcenspeicher der Kotyledonen aufgebraucht und die Abhängigkeit gegenüber den Ressourcen Licht, Wasser und Nährstoffe steigt, so dass die Schattentoleranz nachlässt (HAUSKELLER-BULLERJAHN 1997; REIF & GÄRTNER 2007; OSTROGOVIĆ et al. 2010). Als wichtige Einflussgrößen gelten die Beschirmung, die interspezifische Konkurrenz und die Lichtverfügbarkeit (JARVIS 1964; IGBOANUGO 1990; WELANDER & OTTOSSON 2000; ANNIGHÖFER et al. 2015; KAMLER et al. 2016).

Insbesondere die Baumarten des Oberstandes haben einen hohen Einfluss auf die Lichtverfügbarkeit am Boden, so dass die Baumarten Buche (*Fagus sylvatica* L.), Winterlinde (*Tilia cordata* MILL.) und Hainbuche (*Carpinus betulus* L.) wenig photosynthetisch-aktive Strahlung durchlassen (HAGEMEIER 2002). Den Lichtbedarf zum Blattaustrieb verschiedener Baumarten untersuchten LÜPKE (1998), LÜPKE & HAUSKELLER-BULLERJAHN (2004), MÖLDER et al. (2009), BŘEZINA & DOBROVOLNÝ (2011) und LIGOT et al. (2013). Als Minimalvoraussetzung für die Lichtverfügbarkeit werden Werte zwischen 10 % und 25 % der Freilandstrahlung angegeben (LÜPKE 1998). Bei Werten unter 10 % der Freilandstrahlung steigt die Zahl der Ausfälle (LÜPKE 1987). Das Maximum des Höhenzuwachses wird für die ersten Jahre mit 20

% bis 40 % angegeben (SHAW 1974; REIF & GÄRTNER 2007). Bei größeren Eichenpflanzen bis 3 m Höhe liegt dieser Wert zwischen 25 % und 30 % (LIGOT et al. 2013). Bei vergleichbaren Buchenjungwüchsen liegt dieser Wert bei etwa 20 % der Freilandstrahlung. Während der Höhenzuwachs allerdings ab einer gewissen Lichtverfügbarkeit stagniert, kann als Vitalitätszeiger die Kronenentwicklung genutzt werden, die bei zunehmender Lichtverfügbarkeit kontinuierlich steigt (NICOLINI et al. 2000; AMMER 2003). Als Schlussfolgerung kommen verschiedene Autoren darauf, dass die Chance auf eine erfolgreiche Naturverjüngung von Eiche eher in lichtdurchlässigen Kiefernbeständen größer ist (MEYER et al. 2006; SKRZYSZEWSKI & PACH 2015).

Die Konkurrenzsituation mit anderen Baumarten spielt ebenso eine wichtige Rolle. Insbesondere der Einfluss der besonders konkurrenzstarken Buche ist Gegenstand vieler Forschungen (LÜPKE 1998; HERTEL 1999; LEUSCHNER et al. 2001; LÜPKE 2008; ALTMAN et al. 2013; LIGOT et al. 2013; PETRITAN et al. 2013; SANIGA et al. 2014; ANNIGHÖFER et al. 2015; LIGOT et al. 2015; ASZALÓS et al. 2017). Die umfassende Literaturstudie von KOHLER et al. (2015) arbeitet die Forschungsarbeiten von LÜPKE & HAUSKELLER-BULLERJAHN (2004), LIGOT et al. (2013) und KÜHNE et al. (2014) diesbezüglich grafisch in Abbildung 2.11 auf. Diese macht die Unterlegenheit der Eiche gegenüber schattentoleranten Baumarten deutlich. Es zeigen sich auch große Unterschiede in der Konkurrenzdynamik in Abhängigkeit der beigemischten Baumarten. Während zu starke Auflichtungen sich bei den Mischungen von Stieleiche mit Hainbuche oder Bergahorn negativ auf die Entwicklung der Stieleiche auswirken, kann die Traubeneiche eine stärkere Auflichtung in Mischung mit der Buche deutlich besser kompensieren. Die Schlussfolgerung daraus ist, dass waldbauliche Eingriffe zur Steuerung der Eichenverjüngung notwendig sind.

Die Verbreitung von Eicheln erfolgt wegen des hohen Gewichts auf kurzen Distanzen. Allerdings spielt der Eichelhäher (*Garrulus glandarius* L.) für die Verbreitung über höhere Distanzen eine große Rolle. Da die qualitativen Eigenschaften solcher *Hähereichen* als unterdurchschnittlich bezeichnet werden, spielen sie aus wirtschaftlicher Sicht allerdings eine untergeordnete Rolle. Aus naturschutzfachlicher Sicht haben diese aber einen hohen Wert. Arbeiten zur Verbreitung durch den Eichelhäher finden sich bei BOSSEMA (1979), HOUGNER et al. (2006) und BOBIEC et al. (2018).

Die oben genannten ökologischen Eigenschaften der Eiche bedeuten für die Etablierung einer neuen Bestandesgeneration von Eiche eine Vielzahl von Einflussfaktoren, die ein Gelingen verhindern können. Da diese berücksichtigt werden müssen, bildet das Thema der Bestandesbegründung von Eiche einen Schwerpunkt vieler waldbaulicher Abhandlungen. Wie bereits erwähnt lässt die Schattentoleranz von Jungwuchs bereits nach wenigen Jahren

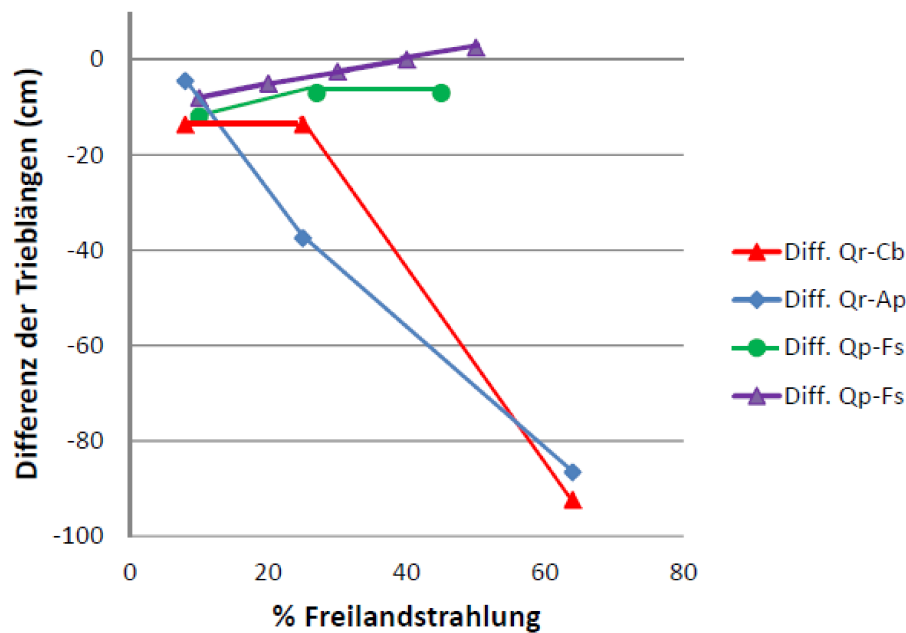


Abbildung 2.11.: Differenz des Höhenwachstums zwischen Stieleiche (Qr) und Hainbuche (Cb), zwischen Stieleiche (Qr) und Bergahorn (Ap) und zwischen Traubeneiche (Qp) und Buche (Fs) bei unterschiedlichen Strahlungssituationen. Die ersten beiden Serien (rot und blau) basieren auf Messungen des relativen Triebblängenwachstums von ca. 1 m großen, natürlich verjüngten Pflanzen an einem Standort im Mooswald bei Freiburg (KÜHNE et al. 2014). Es handelt sich hierbei also nicht um absolute Differenzen. Die dritte Serie (grün) stellt Differenzen des modellierten Höhenwachstums von circa 150 cm hohen Traubeneichen und Buchen für unterschiedliche Strahlungsverhältnisse basierend auf einer Vielzahl von Flächen in den belgischen Ardennen dar (LIGOT et al. 2013). Die vierte Serie (lila) stellt Differenzen des für unterschiedliche Strahlungsverhältnisse modellierten Höhenwachstums von 4-6 jährigen, gepflanzten Traubeneichen und Buchen im niedersächsischen Forstamt Reinhausen dar (LÜPKE & HAUSKELLER-BULLERJAHN 2004). Grafik und Beschreibung aus KOHLER et al. (2015)

stark nach. Dies macht eine starke Auflichtung des Oberstandes notwendig. Damit werden allerdings auch Bedingungen geschaffen, die Konkurrenz bäume und -vegetation ebenfalls sehr begünstigen. So kommen AMMER & DINGEL (1997), HUMPHREY (1997), COLLET et al. (1998), POSARIĆ (2010) und KÜHNE et al. (2014) zu dem Schluss, dass eine mechanische Entfernung von Konkurrenzvegetation notwendig, aber kostenintensiv ist. Gleiches gilt für den Schutz vor Verbiss durch Rehwild (*Capreolus capreolus* L.) oder anderes verbeißendes Schalenwild (VERHEYDEN-TIXIER et al. 1998; CHEVRIER et al. 2012; MÄRELL et al. 2018). Dies macht eine gezielte zeitliche Steuerung der Auflichtung sowie Vorsorge- und Pflegemaßnahmen des Jungwuchses unumgänglich. Das hat wiederum eine große Auswirkung auf die Kosten, die dadurch entstehen. Bereits zum Ende des 19. Jahrhunderts wurden aus Kostengründen beispielsweise im Spessart waldbauliche Verjüngungsmaßnahmen im Zusammenhang mit der Eiche eingestellt (VANSELOW 1960; MÖLDER et al. 2017). Nach heutigem Kenntnisstand

gilt ein zügig durchgeführter Schirmschlag als effizienteste Methode zur Eichenverjüngung (LÜPKE 2008).

Insbesondere in Hinsicht auf einen naturnahen Waldbau stellt sich die Frage, auf welcher Fläche eine Aufflichtung mindestens zu erfolgen hat. Die Angaben variieren hier in einem weiten Wertebereich zwischen 0,2 ha und 2 ha (GAYER 1886; DIACI et al. 2008; DOBROWOLSKA 2008; LÜPKE 2008; BŘEZINA & DOBROVOLNÝ 2011; LIGOT et al. 2013; FALTL & RIEGERT 2014). Wie bei allen wirtschaftlich genutzten Baumarten in Deutschland erfolgt die Verjüngung von Eiche mit Pflanzung, Saat oder Naturverjüngung. Hauptmethode ist dabei die Pflanzung (SOLYMOS 1993; PAMPE 2001; DRÖSSLER et al. 2012; KÜHNE et al. 2014). Die Pflanzung erfolgt in Reihen, Gruppen oder Clustern (STRUCK & DOHRENBUSCH 1998; POMMERENING & MURPHY 2004; COLIN et al. 2008; SAHA et al. 2012; SAHA et al. 2016; SKIADAREISIS et al. 2016). Eichensaaten werden dagegen deutlich seltener angewandt. Für ein Gelingen sind bestimmte Voraussetzungen an Standort, Ausgangsbestand und Wildsituation gekoppelt. Die Gefahr durch Mausschäden ist hier besonders hoch, da nicht nur der Jungwuchs durch Kurzschwanzmäuse verbissen wird, sondern auch die gesäten Eicheln durch andere Mäuse wie die Brandmaus (*Apodemus agrarius* P.) geschädigt werden können (MADSEN & LÖF 2005; BIRKEDAL et al. 2009).

Die Naturverjüngung von Eiche rückt immer mehr in den Fokus, da sich die waldbauliche Grundeinstellung auf eine naturnahe Bewirtschaftung von Wäldern wandelt. Außerdem wird Naturverjüngung in bestimmten Schutzgebietskategorien oder -verordnungen explizit eingefordert. Bezüglich der Naturverjüngung gibt es allerdings noch erhebliche Wissenslücken und keine generelle Anwendbarkeit von Forschungsergebnissen auf andere Gebiete, da die Abhängigkeit eines Gelingens durch die Standortsfaktoren und die Erfahrungen von Flächenverantwortlichen bedingt sind (KRAHL-URBAN 1959; LIGOT et al. 2013; ANNIGHÖFER et al. 2015). Eine umfangreiche Literaturstudie zur Naturverjüngung von Traubeneiche findet sich bei KOHLER et al. (2015). Dieser bestätigt noch einmal die überschaubare Wissenslage zur Naturverjüngung, kommt aber zu dem Schluss, dass eine natürliche Verjüngung grundsätzlich möglich sei. Schwierig sei allerdings die Rolle des wichtigen Einflussfaktors Standort einzuschätzen, da nur drei der erfassten Studien (BILKE 2004; GÖTMARK 2007; LIGOT et al. 2014) diesen Faktor systematisch berücksichtigen.

Die Arbeiten von LÜPKE (1998), REIF & GÄRTNER (2007), KOHLER et al. (2015) und MÖLDER et al. (2019) seien abschließend hier noch erwähnt, da diese einen umfassenden Überblick über das Thema der Eichenverjüngung und deren Einflussfaktoren bieten.

3. Zielsetzung

Bisherige Publikationen (siehe oben) zur Verjüngung der Eiche haben gezeigt, dass die Verjüngung von Eiche ein schwieriges und anspruchsvolles Unterfangen ist. Um geeignete Managementmaßnahmen zu entwickeln, soll es das Ziel dieses Promotionsvorhabens sein, ein individuen-basiertes Modell zu entwickeln, durch dessen Einsatz als sogenanntes *decision support tool* die Wirkung möglicher Managementmaßnahmen vor ihrer Einführung getestet und evaluiert werden können (TREMBLAY et al. 2004; SIEHOFF 2011). Bei der individuen-basierten Modellierung werden individuelle Pflanzen erstellt, die in ihrer abiotischen Umgebung und in ihren Interaktionen mit den Nachbarpflanzen räumlich explizit dargestellt werden.

Erstmalig soll Naturverjüngung der Traubeneiche in ein Modell dieser Art eingebracht werden. Bislang fehlt die Naturverjüngung in Waldwachstumsmodellen, die individuen-basiert modelliert sind, weitgehend. Dieses Vorhaben wird einen wesentlichen Beitrag zur Klärung leisten, wie eine solche Einbindung von Naturverjüngung in individuen-basierten Modellen in Zukunft verbessert werden kann.

4. Aufbau der Thesis

Die vorliegende Thesis ist in drei große Kapitel aufgeteilt. Der erste Teil beschäftigt sich mit der Beschreibung und den Tests des Hybrid-Modells *oak-lay*, das eigens für diese Arbeit entwickelt wurde. Die Beschreibung erfolgt nach dem bekannten ODD-Protokoll (*Overview, Design concepts and Details*), welches ein standardisiertes Verfahren zur Beschreibung von individuen-basierten Modellen ist ([GRIMM et al. 2006](#); [GRIMM et al. 2010](#)). Darüber hinaus wurde im Rahmen dieses Kapitels eine globale Sensitivitätsanalyse und eine Untersuchung der Rechenzeit des Modells durchgeführt.

Eine Besonderheit dieses Modells stellt ein neuer Ansatz zur Mortalitätsberechnung von Jungwuchs dar. Daher beschäftigt sich das zweite Kapitel mit einer Simulationsstudie zur Untersuchung der Mortalität. Zur Anwendung kommen hier Methoden des nicht-parametrischen Ansatzes des Kaplan-Meier Schätzers ([KAPLAN & MEIER 1958](#)) und das sogenannte Cox-Modell, welches einen semi-parametrischen Ansatz verfolgt ([COX 1975](#)).

Das dritte Kapitel beschäftigt sich mit einer Simulationsstudie zur Etablierung von Eichennaturverjüngung unter Einfluss verschiedener Managementmaßnahmen von Begleitvegetation und Altbestand.

Abgeschlossen wird die Thesis durch eine zusammenfassende Diskussion der drei Kapitel und einen Ausblick auf den durch diese Arbeit entstandenen Forschungsbedarf.

Literatur

- AAS, G. (2006). *Quercus petraea* (Mattuschka) Lieblein, 1784. In: *Enzyklopädie der Holzgewächse*. Hrsg. von WEISGERBER, H., LANG, U. M., ROLOFF, A. & STIMM, B. Weinheim: Wiley-VCH.
- ALDER, D. (1997). Models for Basal Area Dynamics of Mixed Tropical Forest: Neo-Tropical Experience and Prospects for Application in Ghana. In: *IUFRO Conference on Growth Studies in Tropical Moist Forests in Africa* (Kumasi, Ghana, 12.–21. Nov. 1996). Hrsg. von FOLI, E. G., VANCLAY, J. K. & OFOSU-ASIEDU, A. Forest Research Institute of Ghana, S. 93–105.
- ALEMDAG, I. S. (1978). Evaluation of Some Competition Indexes for the Prediction of Diameter Increment in Planted White Spruce. In: *Information Report Forest Management Institute* (FMR-X-108).
- ALTMAN, J., HÉDL, R., SZABÓ, P., MAZŮREK, P., RIEDL, V., MÜLLEROVÁ, J., KOPECKÝ, M. & DOLEŽAL, J. (2013). Tree-Rings Mirror Management Legacy: Dramatic Response of Standard Oaks to Past Coppicing in Central Europe. In: *PLOS ONE* 8 (2). DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055770>.
- AMMER, C. (2003). Growth and Biomass Partitioning of *Fagus Sylvatica* L. and *Quercus Robur* L. Seedlings in Response to Shading and Small Changes in the R/FR-Ratio of Radiation. In: *Annals of Forest Science* 60 (2), S. 163–171. DOI: <https://doi.org/10.1051/forest:2003009>.
- AMMER, C. & DINGEL, C. (1997). Untersuchungen über den Einfluß starker Weichlaubholzkonzurrenz auf das Wachstum und die Qualität junger Stieleichen. In: *Forstwissenschaftliches Centralblatt und Tharandter Forstliches Jahrbuch* 116 (1-6), S. 346–358. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02766910>.
- ANNIGHÖFER, P., BECKSCHÄFER, P., VOR, T., AMMER, C. & ZANG, R. (2015). Regeneration Patterns of European Oak Species (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus robur* L.) in Dependence of Environment and Neighborhood. In: *PLOS ONE* 10 (8), e0134935. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134935>.
- ARMSTRONG, A., FISCHER, R., HUTH, A., SHUGART, H. H. & FATOYINBO, T. (2018). Simulating Forest Dynamics of Lowland Rainforests in Eastern Madagascar. In: *Forests* 9 (4), S. 214. DOI: <https://doi.org/10.3390/f9040214>.
- ARNEY, J. D. (1972). Computer Simulation of Douglas-Fir Tree and Stand Growth. Dissertationsschrift. Corvallis: Oregon State University.
- ASSMANN, E. & FRANZ, F. (1965). Vorläufige Fichten-Ertragstafel für Bayern. In: *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 84 (1-2), S. 13–43. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF01872794>.

- ASZALÓS, R., HORVÁTH, F., MÁZSA, K., ÓDOR, P., LENGYEL, A., KOVÁCS, G. & BÖLÖNI, J. (2017). First Signs of Old-Growth Structure and Composition of an Oak Forest After Four Decades of Abandonment. In: *Biologia* 72 (11), S. 1264–1274. DOI: <https://doi.org/10.1515/biolog-2017-0139>.
- BACHMANN, M. (1998). Indizes zur Erfassung der Konkurrenz von Einzelbaumen. In: *Forstliche Forschungsberichte München* (171).
- BARE, B. B. & OPALACH, D. (1987). Optimizing Species Composition in Uneven-Aged Forest Stands. In: *Forest Science* 33 (4), S. 958–970. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestscience/33.4.958>.
- BARTELINK, H. H. (1998). A Model of Dry Matter Partitioning in Trees. In: *Tree Physiology* 18 (2), S. 91–101. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/18.2.91>.
- (2000). A Growth Model for Mixed Forest Stands. In: *Forest Ecology and Management* 134 (1-3), S. 29–43. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00243-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00243-1).
- BARTSCH, N. & RÖHRIG, E. (2015). Waldökologie. Einführung für Mitteleuropa. Berlin und Heidelberg: Springer-Verlag. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-662-44268-5>.
- BELLA, I. E. (1971). A New Competition Model for Individual Trees. In: *Forest Science* 17 (3), S. 364–372. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestscience/17.3.364>.
- BERGER, U. & HILDENBRANDT, H. (2000). A new approach to spatially explicit modelling of forest dynamics. Spacing, ageing and neighbourhood competition of mangrove trees. In: *Ecological Modelling* 132 (3), S. 287–302. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00298-2](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00298-2).
- BIGING, G. S. & DOBBERTIN, M. (1992). A Comparison of Distance-Dependent Competition Measures for Height and Basal Area Growth of Individual Conifer Trees. In: *Forest Science* 38 (3), S. 695–720. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestscience/38.3.695>.
- BILKE, G. (2004). Waldumbau in Nordostdeutschland durch Eichennachzucht in Mortzfeldtschen Löchern. Dissertationsschrift. Freiburg im Breisgau: Albert-Ludwigs-Universität Freiburg.
- BIRKEDAL, M., FISCHER, A., KARLSSON, M., LÖF, M. & MADSEN, P. (2009). Rodent impact on establishment of direct-seeded *Fagus sylvatica*, *Quercus robur* and *Quercus petraea* on forest land. In: *Scandinavian Journal of Forest Research* 24 (4), S. 298–307. DOI: <https://doi.org/10.1080/02827580903055125>.
- BOBIEC, A., REIF, A. & ÖLLERER, K. (2018). Seeing the oakscape beyond the forest: a landscape approach to the oak regeneration in Europe. In: *Landscape Ecology* 33 (4), S. 513–528. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0619-y>.
- BOHN, F. J., FRANK, K. & HUTH, A. (2014). Of climate and its resulting tree growth. Simulating the productivity of temperate forests. In: *Ecological Modelling* 278, S. 9–17. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.01.021>.
- BOHN, F. J. & HUTH, A. (2017). The importance of forest structure to biodiversity-productivity relationships. In: *Royal Society Open Science* 4 (1), S. 160521. DOI: <https://doi.org/10.1098/rsos.160521>.
- BOHN, F. J., MAY, F. & HUTH, A. (2018). Species composition and forest structure explain the temperature sensitivity patterns of productivity in temperate forests. In: *Biogeosciences* 15 (6), S. 1795–1813. DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-15-1795-2018>.

- BOHN, U., GOLLUB, G., HETTWER, C., ZUPANIC, M., PUNCER, I. & SELISKAR, A. (2004). Karte der natürlichen Vegetation Europas: Massstab 1:2500000. Münster.
- BONAN, G. B. (1989). Environmental factors and ecological processes controlling vegetation patterns in boreal forests. In: *Landscape Ecology* 3 (2), S. 111–130. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00131174>.
- BONAN, G. B., SHUGART, H. H. & URBAN, D. L. (1990). The sensitivity of some high-latitude boreal forests to climatic parameters. In: *Climatic Change* 16 (1), S. 9–29. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00137344>.
- BOSSEL, H. (1996). treedyn3 forest simulation model. In: *Ecological Modelling* 90 (3), S. 187–227. DOI: [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(95\)00139-5](https://doi.org/10.1016/0304-3800(95)00139-5).
- BOSSEMA, J. (1979). Jays and Oak: an Eco-Ethological Study of a Symbiosis. In: *Behaviour* 70 (1/2), S. 1–117. DOI: <https://doi.org/10.1163/156853979x00016>.
- BOTKIN, D. B. (1993). Forest dynamics: an ecological model. Oxford: Oxford University Press.
- BOTKIN, D. B., WALLIS, J. R. & JANAK, J. F. (1972). Some Ecological Consequences of a Computer Model of Forest Growth. In: *Journal of Ecology* 60 (3), S. 849–872. DOI: <https://doi.org/10.2307/2258570>.
- BOWES, M. D. & SEDJO, R. A. (1993). Impacts and Responses to Climate Change in Forests of the MINK Region. In: *Towards an Integrated Impact Assessment of Climate Change: The MINK Study*. Hrsg. von ROSENBERG, N. Dordrecht: Springer, S. 63–82. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-94-011-2096-8\underline{4}>.
- BŘEZINA, I. & DOBROVOLNÝ, L. (2011). Natural regeneration of sessile oak under different light conditions. In: *Journal of Forest Science* 57 (8), S. 359–368. DOI: <https://doi.org/10.17221/12/2011-JFS>.
- BROWN, G. S. (1965). Point density in stems per acre. 38 Bde. Wellington: Forest Research Institute, New Zealand Forest Service.
- BUGMANN, H. (1996). A Simplified Forest Model to Study Species Composition Along Climate Gradients. In: *Ecology* 77 (7), S. 2055–2074. DOI: <https://doi.org/10.2307/2265700>.
- (1997). Gap models, forest dynamics and the response of vegetation to climate change. In: *Past and Future Rapid Environmental Changes. The Spatial and Evolutionary Responses of Terrestrial Biota*. Hrsg. von HUNTLEY, B., CRAMER, W., MORGAN, A. V., PRENTICE, H. C. & ALLEN, J. R. M. NATO ASI Series 47. Berlin und Heidelberg: Springer, S. 441–453. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-642-60599-4\underline{34}>.
- BUGMANN, H. & BIGLER, C. (2011). Will the CO₂ fertilization effect in forests be offset by reduced tree longevity? In: *Oecologia* 165 (2), S. 533–544. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1837-4>.
- BUGMANN, H. & CRAMER, W. (1998). Improving the behaviour of forest gap models along drought gradients. In: *Forest Ecology and Management* 103 (2-3), S. 247–263. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00217-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00217-X).
- BUGMANN, H., LINDNER, M., LASCH, P., FLECHSIG, M., EBERT, B. & CRAMER, W. (2000). Scaling Issues in Forest Succession Modelling. In: *Climatic Change* 44 (3), S. 265–289. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1005603011956>.

- BUONGIORNO, J., PEYRON, J.-L., HOULLIER, F. & BRUCIAMACCHIE, M. (1995). Growth and Management of Mixed-Species, Uneven-Aged Forests in the French Jura: Implications for Economic Returns and Tree Diversity. In: *Forest Science* 41 (3), S. 397–429. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestscience/41.3.397>.
- BURKHART, H. E. & TOMÉ, M. (2012). Modeling Forest Trees and Stands. Dordrecht: Springer. 461 S. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-90-481-3170-9>.
- BURSCHEL, P. & HUSS, J. (1996). Grundriß des Waldbaus. 2. Aufl. Berlin: Parey. 487 S.
- BURTON, P. J. & CUMMING, S. G. (1995). Potential effects of climatic change on some western Canadian forests, based on phenological enhancements to a patch model of forest succession. In: *Water, Air, and Soil Pollution* 82 (1-2), S. 401–414. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF01182850>.
- BUSING, R. T. (1991). A spatial model of forest dynamics. In: *Vegetatio* 92 (2), S. 167–179. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00036037>.
- CARPENTIER, J. P. (1996). Modelling growth and yield of mixed species (yellow birch and conifers) stands. Dissertationsschrift. Quebec: Université de Laval.
- CATER, M. & BATIC, F. (2006). Groundwater and light conditions as factors in the survival of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) seedlings. In: *European Journal of Forest Research* 125, S. 419–426. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10342-006-0134-6>.
- CAZCARRA-BES, V., TELLO-ALONSO, M., FISCHER, R., HEYM, M. & PAPATHANASSIOU, K. (2017). Monitoring of Forest Structure Dynamics by Means of L-Band SAR Tomography. In: *Remote Sensing* 9 (12), S. 1229. DOI: <https://doi.org/10.3390/rs9121229>.
- CHAVE, J. (1999). Study of structural, successional and spatial patterns in tropical rain forests using TROLL, a spatially explicit forest model. In: *Ecological Modelling* 124 (2-3), S. 233–254. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(99\)00171-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(99)00171-4).
- CHEVRIER, T., SAÏD, S., WIDMER, O., HAMARD, J.-P., SAINT-ANDRIEUX, C. & GAILLARD, J.-M. (2012). The oak browsing index correlates linearly with roe deer density. A new indicator for deer management? In: *European Journal of Wildlife Research* 58 (1), S. 17–22. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10344-011-0535-9>.
- CHUMACHENKO, S., KOROTKOV, V. N., PALENOVA, M. M. & POLITOV, D. V. (2003). Simulation modelling of long-term stand dynamics at different scenarios of forest management for coniferous–broad-leaved forests. In: *Ecological Modelling* 170 (2-3), S. 345–361. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(03\)00238-2](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(03)00238-2).
- CLUTTER, J. L. (1963). Compatible Growth and Yield Models for Loblolly Pine. In: *Forest Science* 9 (3), S. 354–371. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestscience/9.3.354>.
- COFFIN, D. P. & URBAN, D. L. (1993). Implications of natural history traits to system-level dynamics: comparisons of a grassland and a forest. In: *Ecological Modelling* 67 (2-4), S. 147–178. DOI: [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(93\)90003-B](https://doi.org/10.1016/0304-3800(93)90003-B).
- COLIN, F., ROBERT, N., DRUELLE, J.-L. & FONTAINE, F. (2008). Initial spacing has little influence on transient epicormic shoots in a 20-year-old sessile oak plantation. In: *Annals of Forest Science* 65 (5), S. 1. DOI: <https://doi.org/10.1051/forest:2008032>.
- COLLET, C., NINGRE, F. & FROCHOT, H. (1998). Modifying the microclimate around young oaks through vegetation manipulation. Effects on seedling growth and branching. In:

- Forest Ecology and Management* 110 (1-3), S. 249–262. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00284-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00284-9).
- COTTA, H. (1821). Hülfsstafeln für Forstwirte und Forsttaxatoren. Dresden: Arnoldische Buchhandlung.
- COURBAUD, B., HOULLIER, F. & SINOQUET, H. (1996). Modelling the growth of Norway spruce (*Picea abies*) in mountain heterogeneous forests. In: *Proceedings of the second IUFRO workshop. connection between silviculture and wood quality through modelling approaches and simulation software*. Biological Improvement of Wood Properties (Berg-en-Dal, Kruger National Park, South Africa, 24. Aug.–1. Sep. 1996). Hrsg. von NEPVEU, G. Champenoux: Centre de Recherches de Nancy, S. 26–31.
- COX, D. R. (1975). Partial likelihood. In: *Biometrika* 62 (2), S. 269–276. DOI: <https://doi.org/10.1093/biomet/62.2.269>.
- DAALEN, J. C. v. & SHUGART, H. H. (1989). OUTENIQUA — A computer model to simulate succession in the mixed evergreen forests of the southern Cape, South Africa. In: *Landscape Ecology* 2 (4), S. 255–267. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00125095>.
- DALE, V. H., DOYLE, T. W. & SHUGART, H. H. (1985). A comparison of tree growth models. In: *Ecological Modelling* 29 (1-4), S. 145–169. DOI: [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(85\)90051-1](https://doi.org/10.1016/0304-3800(85)90051-1).
- DANTAS DE PAULA, M., GROENEVELD, J., FISCHER, R., TAUBERT, F., MARTINS, V. F. & HUTH, A. (2018). Defaunation impacts on seed survival and its effect on the biomass of future tropical forests. In: *Oikos* 127 (10), S. 1526–1538. DOI: <https://doi.org/10.1111/oik.05084>.
- DANTAS DE PAULA, M., GROENEVELD, J. & HUTH, A. (2015). Tropical forest degradation and recovery in fragmented landscapes — Simulating changes in tree community, forest hydrology and carbon balance. In: *Global Ecology and Conservation* 3, S. 664–677. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2015.03.004>.
- DESANKER, P. V. & PRENTICE, I. C. (1994). MIOMBO — a vegetation dynamics model for the miombo woodlands on Zambezian Africa. In: *Forest Ecology and Management* 69 (1-3), S. 87–95. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(94\)90221-6](https://doi.org/10.1016/0378-1127(94)90221-6).
- DIACI, J., GYOEREK, N., GLIHA, J. & NAGEL, T. A. (2008). Response of *Quercus robur* L. seedlings to north-south asymmetry of light within gaps in floodplain forests of Slovenia. In: *Annals of Forest Science* 65 (1), S. 105. DOI: <https://doi.org/10.1051/forest:2007077>.
- DIDION, M., KUPFERSCHMID, A. D., ZINGG, A., FAHSE, L. & BUGMANN, H. (2009). Gaining local accuracy while not losing generality—extending the range of gap model applications. In: *Canadian Journal of Forest Research* 39 (6), S. 1092–1107. DOI: <https://doi.org/10.1139/x09-041>.
- DISLICH, C., GÜNTHER, S., HOMEIER, J., SCHRÖDER, B. & HUTH, A. (2009). Simulating forest dynamics of a tropical montane forest in South Ecuador. In: *Erdkunde* 63 (4), S. 347–364. DOI: <https://doi.org/10.3112/erdkunde.2009.04.05>.
- DISLICH, C. & HUTH, A. (2012). Modelling the impact of shallow landslides on forest structure in tropical montane forests. In: *Ecological Modelling* 239, S. 40–53. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.04.016>.
- DÖBBELER, H., ALBERT, M., SCHMIDT, M., NAGEL, J. & SCHRÖDER, J. (2011). BWINPro - Programm zur Bestandesanalyse und Prognose. Göttingen.

- DOBROWOLSKA, D. (2008). Effect of stand density on oak regeneration in flood plain forests in Lower Silesia, Poland. In: *Forestry* 81 (4), S. 511–523. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestry/cpn025>.
- DOHRENBUSCH, A. (1996). Untersuchungen zur natürlichen Verjüngung von Traubeneichen-Hainbuchen-Mischbeständen. In: *Forst und Holz* 51, S. 331–339.
- DRÖSSLER, L., ATTOCCHI, G. & JENSEN, A. M. (2012). Occurrence and management of oak in southern Swedish forests. In: *Forstarchiv* 83, S. 163–169.
- DUDEK, A. & EK, A. R. (1980). Bibliography of worldwide literature on individual tree based forest stand growth models. In: *Staff Paper Series* (12), S. 33.
- EK, A. R. (1974). Nonlinear models for stand table projection in northern hardwood stands. In: *Canadian Journal of Forest Research* 4 (1), S. 23–27. DOI: <https://doi.org/10.1139/x74-004>.
- EK, A. R. & DUDEK, A. (1980). Development of individual tree based stand growth simulators. Progress and applications. St. Paul.
- EK, A. R. & MONSERUD, R. A. (1974). Trials with program FOREST: growth and reproduction simulation for mixed species even-or uneven-aged forest stands. In: *Growth models for tree and stand simulation*. Hrsg. von FRIES, J. Research Note 30. Stockholm: Royal College of Forestry, S. 56–73.
- EK, A. R., ROBINSON, A. P., RADTKE, P. J. & WALTERS, D. K. (1997). Development and testing of regeneration imputation models for forests in Minnesota. In: *Forest Ecology and Management* 94 (1-3), S. 129–140. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03970-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03970-9).
- ELLENBERG, H. (1996). Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Aufl. Stuttgart: Ulmer. 1095 S.
- FABER, P. J. (1981). Die Standflächenschätzung über den Distanzfaktor. In: *Bericht von der Jahrestagung der Sektion Ertragskunde im DVFFA* (Soest). Hrsg. von DEUTSCHER VERBAND FORSTLICHER FORSCHUNGSANSTALTEN, S. 87–95.
- (1983). Concurrentie en groei van de bomen binnen een opstand (Competition and growth of trees within a forest stand). Wageningen.
- FABRIKA, M. & PRETZSCH, H. (2013). Forest ecosystem analysis and modelling. Zvolen: Technical University in Zvolen.
- FABRIKA, M., PRETZSCH, H. & BRAVO, F. (2018). Models for Mixed Forests. In: *Dynamics, Silviculture and Management of Mixed Forests*. Hrsg. von BRAVO-OVIEDO, A., PRETZSCH, H. & RÍO, M. d. Managing Forest Ecosystems 31. Cham: Springer, S. 343–380. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-91953-9_10.
- FALTL, W. & RIEGERT, C. (2014). Die Eiche im Bayerischen Staatswald. In: *LWF-Wissen* 75, S. 48–52.
- FAVRICHON, V. (1998). Modeling the Dynamics and Species Composition of a Tropical Mixed-Species Uneven-Aged Natural Forest: Effects of Alternative Cutting Regimes. In: *Forest Science* 44 (1), S. 113–124. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestscience/44.1.113>.
- FERGUSON, D. E. (1997). Regeneration models for FVS variants. In: *Proceedings: Forest Vegetation Simulator Conference. Gen Tech Rep INT-GTR-373*. Forest Vegetation Simulator

- Conference (Fort Collins, Colorado, 3.–7. Feb. 1997). Hrsg. von TECK, R., MOEUR, M. & ADAMS, J. Ogden: USDA Forest Service, S. 43–49.
- FERGUSON, D. E. & CARLSON, C. E. (1993). Predicting regeneration establishment with the prognosis model. Hrsg. von USDA FOREST SERVICE. Ogden.
- FERGUSON, D. E., STAGE, A. R. & BOYD, R. J. (1986). Predicting Regeneration in the Grand Fir-Cedar-Hemlock Ecosystem of the Northern Rocky Mountains. In: *Forest Science* 32, S. 26–41. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestscience/32.s1.a0001>.
- FISCHER, R., BOHN, F. J., DANTAS DE PAULA, M., DISLICH, C., GROENEVELD, J., GUTIÉRREZ, A. G., KAZMIERCZAK, M., KNAPP, N., LEHMANN, S. & PAULICK, S. (2016). Lessons learned from applying a forest gap model to understand ecosystem and carbon dynamics of complex tropical forests. In: *Ecological Modelling* 326, S. 124–133. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.11.018>.
- FISCHER, R., ENSSLIN, A., RUTTEN, G., FISCHER, M., COSTA, D. S., KLEYER, M., HEMP, A., PAULICK, S. & HUTH, A. (2015). Simulating Carbon Stocks and Fluxes of an African Tropical Montane Forest with an Individual-Based Forest Model. In: *PLOS ONE* 10 (4), e0123300. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123300>.
- FISCHER, R., KNAPP, N., BOHN, F. J. & HUTH, A. (2019). Remote Sensing Measurements of Forest Structure Types for Ecosystem Service Mapping. In: *Atlas of Ecosystem Services. Drivers, Risks and Societal Responses*. Hrsg. von SCHRÖTER, M., BONN, A., KLOTZ, S., SEPPELT, R. & BAESSLER, C. Cham: Springer, S. 63–67. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-96229-0_textunderscore11.
- FISCHER, R., RÖDIG, E. & HUTH, A. (2018). Consequences of a Reduced Number of Plant Functional Types for the Simulation of Forest Productivity. In: *Forests* 9 (8), S. 460. DOI: <https://doi.org/10.3390/f9080460>.
- FISCHLIN, A., BUGMANN, H. & GYALISTRAS, D. (1995). Sensitivity of a forest ecosystem model to climate parametrization schemes. In: *Environmental Pollution* 87 (3), S. 267–282. DOI: [https://doi.org/10.1016/0269-7491\(94\)P4158-K](https://doi.org/10.1016/0269-7491(94)P4158-K).
- FRANC, A., GOURLET-FLEURY, S. & PICARD, N. (2000). Une introduction à la modélisation des forêts hétérogènes. In: *INRIA The PlantGL library* 39.
- FRASER, A. R. (1977). Triangle Based Probability Polygons for Forest Sampling. In: *Forest Science* 23 (1), S. 111–121. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestscience/23.1.111>.
- FRIES, J., Hrsg. (1974). Growth models for tree and stand simulation. Bd. 30. Research Note. Stockholm: Royal College of Forestry.
- FROESE, K., LEMAY, V., MARSHALL, P. L. & ZUMRAWI, A.-A. (2002). Regeneration imputation models for Prognosis: IDFdm2 subzone variant, Invermere Forest District. Hrsg. von FOREST RESEARCH MANAGEMENT DEPARTMENT. Vancouver.
- GADOW, K. v. (1987). Untersuchungen zur Konstruktion von Wachstumsmodellen für schnellwüchsige Plantagenbaumarten. In: *Forstliche Forschungsberichte München* (77).
- (2003). Waldstruktur und Wachstum. Göttingen: Universitätsdrucke Göttingen.
- GAYER, J. K. (1886). Der gemischte Wald, seine Begründung und Pflege, insbesondere durch Horst- und Gruppenwirtschaft. Berlin: Parey.

- GILL, R. (1992). A review of damage by mammals in north temperate forests. 3. Impact on Trees and Forests. In: *Forestry* 65 (4), S. 363–388. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestry/65.4.363-a>.
- GLAUNER, R., DITZER, T. & HUTH, A. (2003). Growth and yield of tropical moist forest for forest planning: an inquiry through modeling. In: *Canadian Journal of Forest Research* 33 (3), S. 521–535. DOI: <https://doi.org/10.1139/x03-013>.
- GÖTMARK, F. (2007). Careful partial harvesting in conservation stands and retention of large oaks favour oak regeneration. In: *Biological Conservation* 140 (3-4), S. 349–358. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.08.018>.
- GRIMM, V., BERGER, U., BASTIANSEN, F., ELIASSEN, S., GINOT, V., GISKE, J., GOSS-CUSTARD, J., GRAND, T., HEINZ, S., HUSE, G., HUTH, A., JEPSEN, J. U., JØRGENSEN, C., MOOIJ, W. M., MÜLLER, B., PE’ER, G., PIOUS, C., RAILSBACK, S. F., ROBBINS, A. M., ROBBINS, M. M., ROSS-MANITH, E., RÜGER, N., STRAND, E., SOUISSI, S., STILLMAN, R. A., VABØ, R., VISSER, U. & DEANGELIS, D. L. (2006). A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. In: *Ecological Modelling* 198, S. 115–126. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.04.023>.
- GRIMM, V., BERGER, U., DEANGELIS, D. L., POLHILL, J. G., GISKE, J. & RAILSBACK, S. F. (2010). The ODD protocol. A review and first update. In: *Ecological Modelling* 221 (23), S. 2760–2768. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.08.019>.
- GROENEVELD, J., ALVES, L. F., BERNACCI, L. C., CATHARINO, E. L. M., KNOGGE, C., METZGER, J. P., PÜTZ, S. & HUTH, A. (2009). The impact of fragmentation and density regulation on forest succession in the Atlantic rain forest. In: *Ecological Modelling* 220 (19), S. 2450–2459. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.06.015>.
- GRUETERS, U., SELTMANN, T., SCHMIDT, H., HORN, H., PRANCHAI, A., VOVIDES, A. G., PETERS, R., VOGT, J., DAHDOUN-GUEBAS, F. & BERGER, U. (2014). The mangrove forest dynamics model mesoFON: Analyzing effects of local dispersal and crown plasticity on the fitness of plant functional types. In: *Ecological Modelling* 291, S. 28–41. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.07.014>.
- GUTIÉRREZ, A. G., ARMESTO, J. J., DÍAZ, M. FRANCISCA & HUTH, A. (2014). Increased Drought Impacts on Temperate Rainforests from Southern South America: Results of a Process-Based, Dynamic Forest Model. In: *PLOS ONE* 9 (7), e103226. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103226>.
- HAGEMEIER, M. (2002). Funktionale Kronenarchitektur mitteleuropäischer Baumarten. am Beispiel von Hängebirke, Waldkiefer, Traubeneiche, Hainbuche, Winterlinde und Rotbuche. Bd. 361. Dissertationes botanicae. Berlin und Stuttgart: Cramer.
- HANEWINKEL, M. & PRETZSCH, H. (2000). Modelling the conversion from even-aged to uneven-aged stands of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) with a distance-dependent growth simulator. In: *Forest Ecology and Management* 134 (1-3), S. 55–70. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00245-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00245-5).
- HANN, D. W. (1980). Development and Evaluation of an Even- and Uneven-aged Ponderosa Pine/Arizona Fescue Stand Simulator. In: *USDA Forest Service Research Paper, Intermountain Forest and Range Experiment Station, United States* INT-267.
- HARRISON, A. F. & INESON, P. (1988). Dynamic modelling of tree growth in a mixed-deciduous woodland: its significance for research and management. In: *National Hard-*

- woods Programme. Report of the Eighth Meeting and Second Meeting of the Uneven-aged Silviculture Group. Eighth Meeting of National Hardwoods Programme and Second Meeting of the Uneven-aged Silviculture Group (Oxford Forestry Institute, University of Oxford, 7. Jan. 1988). Hrsg. von SAVILL, P., S. 1–24.
- HARTIG, F., DISLICH, C., WIEGAND, T. & HUTH, A. (2014). Technical Note: Approximate Bayesian parameterization of a process-based tropical forest model. In: *Biogeosciences* (11), S. 1261–1272. DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-11-1261-2014>.
- HARTIG, G. L. (1795). Anweisung zur Taxation der Forste, oder zur Bestimmung des Holzertrags der Wälder, etc. Gießen: Heyer.
- HASEL, K. (1985). Forstgeschichte. Hamburg und Berlin: Parey. 258 S.
- HASENAUER, H. (1994). Ein Einzelbaumwachstumssimulator für ungleichaltrige Fichten-Kiefern- und Buchen-Fichtenmischbestände. Wien: Österr. Ges. für Waldökosystemforschung u. Experimentelle Baumforschung. 152 S.
- HASENAUER, H. & MERKL, D. (2000). Predicting regeneration establishment within mixed species stands using neural networks. In: *Second Proceedings of IUFRO Division 5 Research Group 5.12. Sustainable Production of Forest Products 2000*. Sustainable Production of Forest Products 2000 (Kuala Lumpur, Malaysia, 7.–12. Aug. 2000). Hrsg. von BARBOUR, R. J. & WONG, A. H. H. General Technical Report PNW-GTR-520. Portland, Or.: USDA Forest Service, S. 145–154.
- HASSANI, B. T., LEMAY, V., MARSHALL, P. L., TEMESGEN, H. & ZUMRAWI, A.-A. (2002). Regeneration Under Partial Cutting for Prognosis. Cranbrook Forest District. Hrsg. von FOREST RESOURCES MANAGEMENT DEPARTMENT. Vancouver.
- (2004). Regeneration imputation models for complex stands of southeastern British Columbia. In: *The Forestry Chronicle* 80 (2), S. 271–278. DOI: <https://doi.org/10.5558/tfc80271-2>.
- HAUHS, M., KASTNER-MARESCH, A. & ROST-SIEBERT, K. (1995). A model relating forest growth to ecosystem-scale budgets of energy and nutrients. In: *Ecological Modelling* 83 (1-2), S. 229–243. DOI: [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(95\)00101-Z](https://doi.org/10.1016/0304-3800(95)00101-Z).
- HAUSKELLER-BULLERJAHN, K. (1997). Wachstum junger Eichen unter Schirm. Göttingen.
- HEGYI, F. (1974). A simulation model for managing jack-pine stands. In: *Royal College Forestry Research Notes* 30, S. 74–90.
- HELMS, J. A. (1998). The dictionary of forestry. Wallingford: CABI Publishing/Society of American Foresters.
- HENNERT, C. W. (1791). Anweisung zu Taxation der Forsten nach den hierüber ergangenen und bereits bey vielen Forsten in Ausübung gebrachten Königl. Preuß. Verordnungen: Mit zwey illuminirten Kupfern. Berlin und Stettin: Friedrich Nicolai.
- HERTEL, D. (1999). Das Feinwurzelsystem von Rein-und Mischbeständen der-Rotbuche: Struktur, Dynamik und interspezifische Konkurrenz. Bd. 317. Dissertationes botanicae. Berlin und Stuttgart: Cramer.
- HERTZ-KLEPTOW (1949). Eichensorgen in Nordrhein-Westfalen. In: *Allgemeine Forstzeitung* 4 (33), S. 300–301.

- HILTNER, U., HUTH, A., BRÄUNING, A., HÉRAULT, B. & FISCHER, R. (2018). Simulation of succession in a neotropical forest: High selective logging intensities prolong the recovery times of ecosystem functions. In: *Forest Ecology and Management* 430, S. 517–525. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.08.042>.
- HOLDRIDGE, L. R. (1947). Determination of world plant formations from simple climatic data. In: *Science* 105 (2727), S. 367–368. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.105.2727.367>.
- HOUGNER, C., COLDING, J. & SÖDERQVIST, T. (2006). Economic valuation of a seed dispersal service in the Stockholm National Urban Park, Sweden. In: *Ecological Economics* 59 (3), S. 364–374. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2005.11.007>.
- HOULLIER, F. (1995). A propos des modèles de la dynamique des peuplements hétérogènes: structures, processus démographiques et mécanismes de régulation. In: *Revue d'écologie*, S. 273–282.
- HUMPHREY, J. W. (1997). Factors affecting the natural regeneration of *Quercus* in Scottish oakwoods. I. Competition from *Pteridium aquilinum*. In: *Journal of Applied Ecology* 34 (3), S. 577–584. DOI: <https://doi.org/10.2307/2404908>.
- HUTH, A., DRECHSLER, M. & KÖHLER, P. (2004). Multicriteria evaluation of simulated logging scenarios in a tropical rain forest. In: *Journal of Environmental Management* 71 (4), S. 321–333. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2004.03.008>.
- (2005). Using multicriteria decision analysis and a forest growth model to assess impacts of tree harvesting in Dipterocarp lowland rain forests. In: *Forest Ecology and Management* 207 (1-2), S. 215–232. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.10.028>.
- IGBOANUGO, A. B. I. (1990). Effects of shading on shoot morphology, wood production and structure of *Quercus petraea* seedlings. In: *Forest Ecology and Management* 38 (1-2), S. 27–36. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(90\)90083-N](https://doi.org/10.1016/0378-1127(90)90083-N).
- INGRAM, C. D. & BUONGIORNO, J. (1996). Income and diversity tradeoffs from management of mixed lowland dipterocarps in Malaysia. In: *Journal of Tropical Forest Science* 9 (2), S. 242–270.
- JACK, W. H. (1967). Single tree sampling in even-aged plantations for survey and experimentation. In: *Proceedings of the XIV. IUFRO Congress* (München, Deutschland, 4.–9. Sep. 1967). Hrsg. von INTERNATIONAL UNION OF FORESTRY RESEARCH ORGANISATIONS. International Union of Forestry Research Organisations, S. 379–403.
- JARVIS, P. G. (1964). The adaptability to light intensity of seedlings of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. In: *The Journal of Ecology* 52 (3), S. 545–571. DOI: <https://doi.org/10.2307/2257848>.
- JEDICKE, E. & HAKES, W. (2005). Management von Eichenwäldern im Rahmen der FFH-Richtlinie Eichenverjüngung im Wirtschaftswald: durch Prozessschutz ausgeschlossen? In: *Naturschutz und Landschaftsplanung* 37 (37), S. 45.
- JOHANN, K. (1982). Der A-Wert ein objektiver Parameter zur Bestimmung der Freistellungsstärke von Zentralbäumen. In: *Bericht von der Jahrestagung der Sektion Ertragskunde im DVFFA*. Jahrestagung Deutscher Verband Forstlicher Versuchsanstalten, Sektion Ertragskunde (Weibersbrunn). Hrsg. von DEUTSCHER VERBAND FORSTLICHER FORSCHUNGSANSTALTEN, S. 146–158.

- JOHANN, K. (1983). Beispiele „A-Wert“-gesteuerter Z-Baum-Freistellung. Anwendungen im Versuchswesen und in der Praxis. In: *Bericht von der Jahrestagung der Sektion Ertragskunde im DVFFA*. Jahrestagung Deutscher Verband Forstlicher Versuchsanstalten, Sektion Ertragskunde (Neuhaus/Solling). Hrsg. von DEUTSCHER VERBAND FORSTLICHER FORSCHUNGSANSTALTEN, S. 1–3.
- JONES, E. W. (1959). Biological flora of the British isles - *Quercus* L. In: *The Journal of Ecology* 47, S. 169–222.
- JORRITSMA, I. T. M., HEES, A. F. M. v. & MOHREN, G. M. J. (1999). Forest development in relation to ungulate grazing: a modeling approach. In: *Forest Ecology and Management* 120 (1-3), S. 23–34. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00540-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00540-4).
- KAHN, M. & PRETZSCH, H. (1997). Das Wachstumsmodell SILVA-Parametrisierung der Version 2.1 für Rein-und Mischbestände aus Fichte und Buche. In: *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 168 (6-7), S. 115–123.
- KAMLER, J., DOBROVOLNÝ, L., DRIMAJ, J., KADAVÝ, J., KNEIFL, M., ADAMEC, Z., KNOTT, R., MARTINÍK, A., PLHAL, R., ZEMAN, J. & HRBEK, J. (2016). The Impact of Seed Predation and Browsing on Natural Sessile Oak Regeneration under Different Light Conditions in an Over-Aged Coppice Stand. In: *iForest - Biogeosciences and Forestry* 9 (4), S. 569. DOI: <https://doi.org/10.3832/for1835-009>.
- KAMMESHEIDT, L., KÖHLER, P. & HUTH, A. (2001). Sustainable Timber Harvesting in Venezuela: A Modelling Approach. In: *Journal of Applied Ecology* 38 (4), S. 756–770. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00629.x>.
- KAPLAN, E. L. & MEIER, P. (1958). Nonparametric Estimation from Incomplete Observations. In: *Journal of the American Statistical Association* 53 (282), S. 457–481. DOI: <https://doi.org/10.2307/2281868>.
- KAZMIERCZAK, M., WIEGAND, T. & HUTH, A. (2014). A Neutral vs. Non-Neutral Parametrizations of a Physiological Forest Gap Model. In: *Ecological Modelling* 288, S. 94–102. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.05.002>.
- KEANE, R. E., ARNO, S. F. & BROWN, J. K. (1989). *FIRESUM—An Ecological Process Model for Fire Succession in Western Conifer Forests*. Ogden: USDA Forest Service.
- (1990). Simulating Cumulative Fire Effects in Ponderosa Pine/Douglas-Fir Forests. In: *Ecology* 71 (1), S. 189–203. DOI: <https://doi.org/10.2307/1940259>.
- KEANE, R. E., RYAN, K. C. & RUNNING, S. W. (1996). Simulating Effects of Fire on Northern Rocky Mountain Landscapes with the Ecological Process Model FIRE-BGC. In: *Tree Physiology* 16 (3), S. 319–331. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/16.3.319>.
- KELLOMÄKI, S. & VÄISÄNEN, H. (1991). Application of a Gap Model for the Simulation of Forest Ground Vegetation in Boreal Conditions. In: *Forest Ecology and Management* 42 (1-2), S. 35–47. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(91\)90063-2](https://doi.org/10.1016/0378-1127(91)90063-2).
- (1997). Modelling the Dynamics of the Forest Ecosystem for Climate Change Studies in the Boreal Conditions. In: *Ecological Modelling* 97 (1-2), S. 121–140. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(96\)00081-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(96)00081-6).
- KERCHEER, J. R. & AXELROD, M. C. (1984). A Process Model of Fire Ecology and Succession in a Mixed-Conifer Forest. In: *Ecology* 65 (6), S. 1725–1742. DOI: <https://doi.org/10.2307/1937768>.

- KIENAST, F. & KRÄUCHI, N. (1991). Simulated successional characteristics of managed and unmanaged low-elevation forests in central Europe. In: *Forest Ecology and Management* 42 (1-2), S. 49–61. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(91\)90064-3](https://doi.org/10.1016/0378-1127(91)90064-3).
- KIENAST, F. & KUHN, N. (1988). Simulating forest succession along ecological gradients in southern Central Europe. In: *Vegetatio* 79 (1-2), S. 7–20. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00044844>.
- KIMMINS, J. P. (1993). Scientific foundations for the simulation of ecosystem function and management in FORCYTE-II. Bd. NOR-X-328. Information Report. Edmonton: Forestry Canada.
- KINDERMANN, G., HASENAUER, H. & GASCH, J. (2002). Ankommen und Wachstum von Naturverjüngung in Mischbeständen. In: *Centralblatt für das gesamte Forstwesen* 119, S. 159–186.
- KNAPP, N., FISCHER, R. & HUTH, A. (2018a). Linking lidar and forest modeling to assess biomass estimation across scales and disturbance states. In: *Remote Sensing of Environment* 205, S. 199–209. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rse.2017.11.018>.
- KNAPP, N., HUTH, A., KUGLER, F., PAPATHANASSIOU, K., CONDIT, R., HUBBELL, S. P. & FISCHER, R. (2018b). Model-Assisted Estimation of Tropical Forest Biomass Change: A Comparison of Approaches. In: *Remote Sensing* 10 (5), S. 731. DOI: <https://doi.org/10.3390/rs10050731>.
- KNOKE, T. (1998). Analysis and optimization of wood production in a selection forest-on forest management planning in uneven-aged forests. In: *Forstliche Forschungsberichte München* (170), S. 1–182.
- KOHLER, M., PYTTEL, P., SCHAUBHUT, S., HAGGE-ELLHÖFT, K., KÜHNE, C. & BAUHUS, J. (2015). Über Wissen und Unwissen zur natürlichen Verjüngung der Traubeneiche. Eine Literaturstudie. Hrsg. von PROFESSUR FÜR WALDBAU DER ALBERT-LUDWIGS-UNIVERSITÄT FREIBURG. Freiburg im Breisgau.
- KÖHLER, P. (2000). Modelling anthropogenic impacts on the growth of tropical rain forests-using an individual oriented forest growth model for the analyses of logging and fragmentation in three case studies. Dissertationsschrift. Kassel: Universität Kassel.
- KÖHLER, P., CHAVE, J., RIÉRA, B. & HUTH, A. (2003). Simulating the Long-term Response of Tropical Wet Forests to Fragmentation. In: *Ecosystems* 6 (2), S. 0114–0128. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10021-002-0121-9>.
- KÖHLER, P., DITZER, T., ONG, R. C. & HUTH, A. (2001). Comparison of measured and modelled growth on permanent plots in Sabahs rain forests. In: *Forest Ecology and Management* 144 (1-3), S. 101–111. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00364-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00364-9).
- KÖHLER, P. & HUTH, A. (2004). Simulating growth dynamics in a South-East Asian rainforest threatened by recruitment shortage and tree harvesting. In: *Climatic Change* 67 (1), S. 95–117. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10584-004-0713-9>.
- (2007). Impacts of recruitment limitation and canopy disturbance on tropical tree species richness. In: *Ecological Modelling* 203 (3-4), S. 511–517. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.11.023>.

- KÖHLER, P. & HUTH, A. (2010). Towards ground-truthing of spaceborne estimates of above-ground life biomass and leaf area index in tropical rain forests. In: *Biogeosciences* 7 (8), S. 2531–2543. DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-7-2531-2010>.
- KOHYAMA, T. (1993). Size-structured tree populations in gap-dynamic forest-the forest architecture hypothesis for the stable coexistence of species. In: *Journal of Ecology* 81 (1), S. 131–143. DOI: <https://doi.org/10.2307/2261230>.
- KÖLLING, C., ZIMMERMANN, L. & WALENTOWSKI, H. (2007). Klimawandel. Was geschieht mit Buche und Fichte? Entscheidungshilfen für den klimagerechten Waldbau in Bayern. In: *AFZ/Der Wald* 11, S. 584–588.
- KOLSTRÖM, M. (1998). Ecological simulation model for studying diversity of stand structure in boreal forests. In: *Ecological Modelling* 111 (1), S. 17–36. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(98\)00102-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(98)00102-1).
- KRAHL-URBAN, J. (1959). Die Eichen: Forstliche Monographie der Traubeneiche und der Stieleiche. Hamburg: Parey.
- KRÄUCHI, N. & KIENAST, F. (1993). Modelling subalpine forest dynamics as influenced by a changing environment. In: *Water, Air, and Soil Pollution* 68 (1-2), S. 185–197. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00479402>.
- KÜHNE, C. (2004). Verjüngung der Stieleiche (*Quercus robur* L.) in oberrheinischen Auenwäldern. Dissertationsschrift. Göttingen: Georg-August-Universität Göttingen. 187 S.
- KÜHNE, C., JACOB, A. & GRÄF, M. (2014). Begründung und Pflege von Eichenbeständen in der forstlichen Praxis. Eine interviewbasierte Ist-Analyse in der badischen Oberrheinebene. In: *Forstarchiv* 85, S. 179–187.
- KURTH, W. (1994). Growth grammar interpreter grogra 2.4-a software tool for the 3-dimensional interpretation of stochastic, sensitive growth grammars in the context of plant modelling. In: *Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme der Universität Göttingen* 38 (B).
- (1999). Die Simulation der Baumarchitektur mit Wachstumsgrammatiken. Berlin: Wissenschaftlicher Verlag.
- LANDESANSTALT FÜR UMWELTSCHUTZ BADEN-WÜRTTEMBERG, Hrsg. (2000). Vom Wildstrom zur Trockenaue. Natur- und Geschichte der Flusslandschaft am südlichen Oberrhein. Ubstadt-Weiher: Verlag Regionalkultur. 496 S.
- LANDSBERG, J. & WARING, R. H. (1997). A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. In: *Forest Ecology and Management* 95 (3), S. 209–228. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00026-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00026-1).
- LEE, Y. (1967). Stand models for lodgepole pine and limits to their application. Dissertationsschrift. Vancouver: University of British Columbia. URL: [10.14288/1.0105259](https://doi.org/10.14288/1.0105259).
- LEEMANS, R. (1992). Simulation and future projection of succession in a Swedish broad-leaved forest. In: *Forest Ecology and Management* 48 (3-4), S. 305–319. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(92\)90152-Y](https://doi.org/10.1016/0378-1127(92)90152-Y).
- LEEMANS, R. & PRENTICE, I. C. (1987). Description and simulation of tree-layer composition and size distributions in a primaeval *Picea-Pinus* forest. In: *Vegetatio* 69 (1-3), S. 147–156. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00038696>.

- LETT, C., SILBER, C. & BARRET, N. (1999). Comparison of a cellular automata network and an individual-based model for the simulation of forest dynamics. In: *Ecological Modelling* 121 (2-3), S. 277–293. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(99\)00090-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(99)00090-3).
- LEUSCHNER, C., HERTEL, D., CONERS, H. & BÜTTNER, V. (2001). Root competition between beech and oak: a hypothesis. In: *Oecologia* 126 (2), S. 276–284. DOI: <https://doi.org/10.1007/s004420000507>.
- LIGOT, G., BALANDIER, P., COURBAUD, B., JONARD, M., KNEESHAW, D. D. & CLAESSENS, H. (2014). Managing understory light to maintain a mixture of species with different shade tolerance. In: *Forest Ecology and Management* 327, S. 189–200. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.010>.
- (2015). Dosage de la lumière pour maintenir la coexistence d'espèces d'ombre et de demi-ombre dans la régénération de la futaie irrégulière. In: *Revue Forestière Française* 67, S. 195. DOI: <https://doi.org/10.4267/2042/58172>.
- LIGOT, G., BALANDIER, P., FAYOLE, A., LEJEUNE, P. & CLAESSENS, H. (2013). Height competition between *Quercus petraea* and *Fagus sylvatica* natural regeneration in mixed and uneven-aged stands. In: *Forest Ecology and Management* 304, S. 391–398. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.050>.
- LIN, J. Y. H. (1970). Growing space index and stand simulation of young Western Hemlock in Oregon. Dissertationsschrift. Durham: Duke University.
- LINDNER, M. (2000). Developing adaptive forest management strategies to cope with climate change. In: *Tree Physiology* 20 (5-6), S. 299–307. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/20.5-6.299>.
- LISCHKE, H. (2001). New developments in forest modeling: convergence between applied and theoretical approaches. In: *Natural Resource Modeling* 14 (1), S. 71–102. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1939-7445.2001.tb00051.x>.
- LIU, J. & ASHTON, P. S. (1998). FORMOSAIC. An individual-based spatially explicit model for simulating forest dynamics in landscape mosaics. In: *Ecological Modelling* 106 (2-3), S. 177–200. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(97\)00191-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(97)00191-9).
- LORIMER, C. G. (1983). Tests of age-independent competition indices for individual trees in natural hardwood stands. In: *Forest Ecology and Management* 6 (4), S. 343–360. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(83\)90042-7](https://doi.org/10.1016/0378-1127(83)90042-7).
- LÜPKE, B. v. (1987). Einflüsse von Altholzüberschirmung und Bodenvegetation auf das junge Buchen und Traubeneichen. In: *Forstarchiv* 58, S. 18–24.
- (1998). Silvicultural methods of oak regeneration with special respect to shade tolerant mixed species. In: *Forest Ecology and Management* 106 (1), S. 19–26. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00235-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00235-1).
- (2008). Einfluss unterschiedlicher Hiebsformen auf die Naturverjüngung eines Traubeneichen-Buchen-Mischbestandes. In: *Forstarchiv* 79, S. 4–15.
- LÜPKE, B. v. & HAUSKELLER-BULLERJAHN, K. (2004). Beitrag zur Modellierung der Jungwuchsentwicklung am Beispiel von Traubeneichen-Buchen-Mischverjüngungen. In: *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 175, S. 61–69.

- MADSEN, P. & LÖF, M. (2005). Reforestation in southern Scandinavia using direct seeding of oak (*Quercus robur* L.) In: *Forestry* 78 (1), S. 55–64. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestry/cpi005>.
- MÄKELÄ, A. & HARI, P. (1986). Stand growth model based on carbon uptake and allocation in individual trees. In: *Ecological Modelling* 33 (2-4), S. 205–229. DOI: [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(86\)90041-4](https://doi.org/10.1016/0304-3800(86)90041-4).
- MANTEL, K. (1990). Wald und Forst in der Geschichte. Hamburg und Hannover: Parey. 258 S.
- MÅRELL, A., HAMARD, J.-P., PEROT, T., PERRET, S. & KORBORLEWSKY, N. (2018). The effect of deer browsing and understory light availability on stump mortality and sprout growth capacity in sessile oak. In: *Forest Ecology and Management* 430, S. 134–142. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.08.015>.
- MARTIN, G. L. & EK, A. R. (1984). A Comparison of Competition Measures and Growth Models for Predicting Plantation Red Pine Diameter and Height Growth. In: *Forest Science* 30 (3), S. 731–743. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestscience/30.3.731>.
- MCLEISH, M. (1999). Modelling alternative silvicultural practices within SYMFOR: setting the model and interpreting results. Edinburgh: University of Edinburgh.
- MCTAGUE, J. P. & STANSFIELD, W. F. (1995). Stand, species, and tree dynamics of an uneven-aged, mixed conifer forest type. In: *Canadian Journal of Forest Research* 25 (5), S. 803–812. DOI: <https://doi.org/10.1139/x95-087>.
- MEYER, P., WEVELL VON KRÜGER, A., STEFFENS, R. & UNKRIG, W. (2006). Naturwälder in Niedersachsen - Schutz und Forschung. Band 1 (Tiefland). Alfeld (Leine): Leinebergland-Druck. 339 S.
- MIINA, J., EERIKÄINEN, K. & HASENAUER, H. (2006). Modeling Forest Regeneration. Berlin und Heidelberg: Springer. 93 S. DOI: <https://doi.org/10.1007/3-540-31304-4>.
- MILLER, C. & URBAN, D. L. (1999). A model of surface fire, climate and forest pattern in the Sierra Nevada, California. In: *Ecological Modelling* 114 (2-3), S. 113–135. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(98\)00119-7](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(98)00119-7).
- MITCHELL, K. J. (1969). Simulation of the growth of even-aged stands of white spruce. In: *Yale Univ., School of Forestry, Bulletin* (75), S. 1–48.
- (1975). Dynamics and Simulated Yield of Douglas-fir. In: *Forest Science* (21). DOI: <https://doi.org/10.1093/forestscience/25.s1.a0001>.
- MOHREN, G. M. J. (1987). Simulation of forest growth, applied to douglas fir stands in the Netherlands. Dissertationsschrift. Wageningen: Agricultural Universität Wageningen.
- MOHREN, G. M. J., HEES, A. F. M. v. & BARTELINK, H. H. (1991). Succession models as an aid for forest management in mixed stands in The Netherlands. In: *Forest Ecology and Management* 42 (1-2), S. 111–127. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(91\)90068-7](https://doi.org/10.1016/0378-1127(91)90068-7).
- MÖLDER, A., BERNHARDT-RÖRMERMANN, M. & SCHMIDT, W. (2009). Vielfältige Baumschicht—reichhaltige Verjüngung? Zur Naturverjüngung von artenreichen Laubwäldern im Nationalpark Hainich. In: *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 180, S. 49–60.

- MÖLDER, A., MEYER, P. & NAGEL, R.-V. (2019). Integrative management to sustain biodiversity and ecological continuity in Central European temperate oak (*Quercus robur*, *Q. petraea*) forests: An overview. In: *Forest Ecology and Management* 437, S. 324–339. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.01.006>.
- MÖLDER, A., NAGEL, R.-V., MEYER, P., SCHMIDT, M., RUMPF, H. & SPELLMANN, H. (2017). Historischer Rückblick auf die Verjüngung von Eichen im Spessart des 19. Jahrhunderts. Bedeutung der angewandten Verfahren für die heutige Eichenwirtschaft. In: *Forstarchiv* 88, S. 67–78.
- MONSERUD, R. A. (1975). Methodology for simulating Wisconsin northern hardwood stand dynamics. Dissertationsschrift. Madison: University of Wisconsin-Madison.
- MONSERUD, R. A., STERBA, H. & HASENAUER, H. (1997). The single-tree stand growth simulator PROGNAUS. In: *Proceedings: Forest Vegetation Simulator Conference. Gen Tech Rep INT-GTR-373*. Forest Vegetation Simulator Conference (Fort Collins, Colorado, 3.–7. Feb. 1997). Hrsg. von TECK, R., MOEUR, M. & ADAMS, J. Ogden: USDA Forest Service, S. 50–56.
- MORAVIE, M.-A., PASCAL, J.-P. & AUGER, P. (1997). Investigating canopy regeneration processes through individual-based spatial models: application to a tropical rain forest. In: *Ecological Modelling* 104 (2-3), S. 241–260. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(97\)00128-2](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(97)00128-2).
- MÜLLER, J., BUSSLER, H., BENSE, U., BRUSTEL, H., FLECHTNER, G., FOWLES, A., KAHLEN, M., MÖLLER, G., MÜHLE, H., SCHMIDL, J. & ZABRANSKY, P. (2005). Urwald-Reliktarten - Xylobionte Käfer als Indikatoren für Strukturqualität und Habitattradition. In: *Waldökologie Online* 2, S. 106–112.
- MUNRO, D. D. (1974). Forest growth models-a prognosis. In: *Growth models for tree and stand simulation*. Hrsg. von FRIES, J. Research Note 30. Stockholm: Royal College of Forestry, S. 7–21.
- NAGEL, J. (1986). Wachstumsmodell für Bergahorn in Schleswig-Holstein. Dissertationsschrift. Göttingen: Georg-August-Universität Göttingen.
- (1999). Konzeptionelle Überlegungen zum schrittweisen Aufbau eines waldwachstumskundlichen Simulationssystems für Norddeutschland. In: *Schriften aus der forstlichen Fakultät der Universität Göttingen* (128).
- NAGEL, J., ALBERT, M. & SCHMIDT, M. (2002). Das waldbauliche Prognose-und Entscheidungsmodell BWINPro 6.1. In: *Forst und Holz* 57 (15/16), S. 486–492.
- NAGEL, J. & SCHMIDT, M. (2006). The Silvicultural Decision Support System BWINPro. In: *Sustainable Forest Management*. Hrsg. von HASENAUER, H. Berlin und Heidelberg: Springer, S. 59–63. DOI: <https://doi.org/10.1007/3-540-31304-4>.
- NAKASHIZUKA, T. (1991). Population dynamics of coniferous and broad-leaved trees in a Japanese temperate mixed forest. In: *Journal of Vegetation Science* 2 (3), S. 413–418. DOI: <https://doi.org/10.2307/3235934>.
- NEWNHAM, R. M. (1964). The development of a stand model for Douglas fir. Dissertationsschrift. Vancouver: University of British Columbia.
- NICOLINI, E., BARTHÉLÉMY, D. & HEURET, P. (2000). Influence de la densité du couvert forestier sur le développement architectural de jeunes chênes sessiles, *Quercus petraea*

- (Matt.) Liebl.(Fagaceae), en régénération forestière. In: *Canadian Journal of Botany* 78 (12), S. 1531–1544. DOI: <https://doi.org/10.1139/cjb-78-12-1531>.
- NILSSON, U., GEMMEL, P., LÖF, M. & WELANDER, T. (1996). Germination and early growth of sown *Quercus robur* L. in relation to soil preparation, sowing depths and prevention against predation. In: *New Forests* 12 (1), S. 69–86. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00029983>.
- OETTELT, K. C. (1765). Practischer Beweis, dass die Mathesis bey dem Forstwesen unentbehrliche Dienste thue. Eisenach: Michael Gottlieb Gießbach.
- OSHO, J. S. A. (1997). An evaluation of some whole stand-level models for predicting multi-species basal area in a tropical rain forest. In: *Journal of Tropical Forest Science*, S. 329–339.
- OSTERMANN, R. (2002). Die Niederwälder am Fuß der Ostvogesen (Elsass/Frankreich) - eine kulturgeografische und vegetationskundliche Analyse. In: *Schriftenreihe Freiburger Forstliche Forschung* 21, S. 1–180.
- OSTROGOVIĆ, M. Z., SEVER, K. & ANIĆ, I. (2010). Influence of Light on Natural Regeneration of Pedunculate Oak (*Quercus robur*L.) in the Maksimir Forest Park in Zagreb. In: *Šumarski list* 134 (3-4), S. 115–122.
- PACALA, S. W., CANHAM, C. D., SAPONARA, J., SILANDER, J. A., KOBE, R. K. & RIBBENS, E. (1996). Forest Models Defined by Field Measurements: Estimation, Error Analysis and Dynamics. In: *Ecological Monographs* 66 (1), S. 1–43. DOI: <https://doi.org/10.2307/2963479>.
- PACALA, S. W., CANHAM, C. D. & SILANDER, J. A. (1993). Forest models defined by field measurements: I. The design of a northeastern forest simulator. In: *Canadian Journal of Forest Research* 23 (10), S. 1980–1988. DOI: <https://doi.org/10.1139/x93-249>.
- PAMPE, A. (2001). Versuche zur Verwendung von Traubeneichen-und Buchen-Großpflanzen in Nordwestdeutschland. In: *Forst und Holz* 56 (11), S. 331–337.
- PAULICK, S., DISLICH, C., HOMEIER, J., FISCHER, R. & HUTH, A. (2017). The carbon fluxes in different successional stages: modelling the dynamics of tropical montane forests in South Ecuador. In: *Forest Ecosystems* 4 (1), S. 1–11. DOI: <https://doi.org/10.1186/s40663-017-0092-0>.
- PAULSEN, J. C. (1795). Kurze praktische Anweisung zum Forstwesen. Detmold: Georg Ferdinand Führer.
- PELZ, D. R. (1978). Estimating individual tree growth with tree polygons. In: *School of Forestry and Wildlife, Blacksburg, FWS-1-78*, S. 172–178.
- PETRITAN, A. M., NUSKE, R. S., PETRITAN, I. C. & TUDOSE, N. C. (2013). Gap disturbance patterns in an old-growth sessile oak (*Quercus petraea* L.)–European beech (*Fagus sylvatica* L.) forest remnant in the Carpathian Mountains, Romania. In: *Forest Ecology and Management* 308, S. 67–75. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.07.045>.
- PHILLIPS, P. D., MCLEISH, M., SARDJONO, E., BRASH, T., FARIDA, H., SUSANTY, H., GADAS, S., YASMAN, I., GARDINGEN, P. R. v. & PURNAMA, B. (2000). The SYMFOR model: a general description.
- PIETSCH, S. A. & HASENAUER, H. (2002). Using mechanistic modeling within forest ecosystem restoration. In: *Forest Ecology and Management* 159 (1-2), S. 111–131. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00714-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00714-9).

- POKER, J. (1993). Structure and dynamics of the stand mosaic of tropical rain forests. In: *Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft* (171), S. 1–258.
- POMMERENING, A. & MURPHY, S. T. (2004). A review of the history, definitions and methods of continuous cover forestry with special attention to afforestation and re-stocking. In: *Forestry* 77 (1), S. 27–44. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestry/77.1.27>.
- PORTÉ, A. & BARTELINK, H. H. (2002). Modelling mixed forest growth. A review of models for forest management. In: *Ecological Modelling* 150 (1-2), S. 141–188. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00476-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00476-8).
- POSARIĆ, D. (2010). Najvažniji razlozi gubitka hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) iz sastojina do dobi prvih proreda. In: *Šumarski list* 134 (3-4), S. 151–158.
- POST, W. M. & PASTOR, J. (1996). Linkages — an individual-based forest ecosystem model. In: *Climatic Change* 34 (2), S. 253–261. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00224636>.
- PRENTICE, I. C. & LEEMANS, R. (1990). Pattern and process and the dynamics of forest structure: a simulation approach. In: *The Journal of Ecology* 78 (2), S. 340–355. DOI: <https://doi.org/10.2307/2261116>.
- PRETZSCH, H. (1992a). Konzeption und Konstruktion von Wachstumsmodellen für Rein- und Mischbestände. In: *Forstliche Forschungsberichte München* 115, S. 1–358.
- (1992b). Zur Analyse der räumlichen Bestandesstruktur und der Wuchskonstellation von Einzelbäumen. In: *Forst und Holz* 47, S. 408–418.
- (1995). Zum Einfluß des Baumverteilungsmusters auf den Bestandeszuwachs. In: *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* (166), S. 190–201.
- (2001). Modellierung des Waldwachstums. Berlin: Parey.
- (2019). Grundlagen der Waldwachstumsforschung. 2. Aufl. Berlin: Springer.
- PRETZSCH, H., BIBER, P. & ĎURSKÝ, J. (2002). The single tree-based stand simulator SILVA. Construction, application and evaluation. In: *Forest Ecology and Management* 162 (1), S. 3–21. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00047-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00047-6).
- PRETZSCH, H., GROTE, R., REINEKING, B., RÖTZER, T. & SEIFERT, S. (2008). Models for forest ecosystem management: A European perspective. In: *Annals of Botany* 101 (8), S. 1065–1087. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcm246>.
- PRICE, D. T., ZIMMERMANN, N. E., MEER, PETER J. VAN DER, LEXER, M. J., LEADLEY, P., JORITSMA, I. T. M., SCHABER, J., CLARK, D. F., LASCH, P., McNULTY, S., WU, J. & SMITH, B. (2001). Regeneration in Gap Models: Priority Issues for Studying Forest Responses to Climate Change. In: *Climatic Change* 51 (3-4), S. 475–508. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1012579107129>.
- PRUSINKIEWICZ, P. & LINDENMAYER, A. (2012). The algorithmic beauty of plants. New-York: Springer.
- PUKKALA, T. (1987). Simulation model for natural regeneration of *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Betula pendula* and *Betula pubescens*. In: *Silva Fennica* 21 (1), S. 37–53. DOI: <https://doi.org/10.14214/sf.a15462>.
- (1989). Methods to describe the competition process in a tree stand. In: *Scandinavian Journal of Forest Research* 4 (1-4), S. 187–202. DOI: <https://doi.org/10.1080/02827588909382557>.

- PUKKALA, T. & KOLSTRÖM, T. (1987). Competition indices and the prediction of radial growth in Scots pine. In: *Silva Fennica* 21 (1), S. 55–67. DOI: <https://doi.org/10.14214/sf.a15463>.
- PUKKALA, T., MIINA, J., KURTTILA, M. & KOLSTRÖM, T. (1998). A spatial yield model for optimizing the thinning regime of mixed stands of *Pinus sylvestris* and *Picea abies*. In: *Scandinavian Journal of Forest Research* 13 (1-4), S. 31–42. DOI: <https://doi.org/10.1080/02827589809382959>.
- PUKKALA, T., VETTERNANTA, J., KOLSTRÖM, T. & MIINA, J. (1994). Productivity of mixed stands of *Pinus sylvestris* and *Picea abies*. In: *Scandinavian Journal of Forest Research* 9 (1-4), S. 143–153. DOI: <https://doi.org/10.1080/02827589409382824>.
- PÜTZ, S., GROENEVELD, J., ALVES, L. F., METZGER, J. P. & HUTH, A. (2011). Fragmentation drives tropical forest fragments to early successional states: A modelling study for Brazilian Atlantic forests. In: *Ecological Modelling* 222 (12), S. 1986–1997. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.03.038>.
- PÜTZ, S., GROENEVELD, J., HENLE, K., KNOGGE, C., MARTENSEN, A. C., METZ, M., METZGER, J. P., RIBEIRO, M. C., DANTAS DE PAULA, M. & HUTH, A. (2014). Long-term carbon loss in fragmented Neotropical forests. In: *Nature Communications* 5 (1), S. 1–8. DOI: <https://doi.org/10.1038/ncomms6037>.
- RASCHE, L., FAHSE, L., ZINGG, A. & BUGMANN, H. (2011). Getting a virtual forester fit for the challenge of climatic change. In: *Journal of Applied Ecology* 48 (5), S. 1174–1186. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02014.x>.
- REIF, A. & GÄRTNER, S. (2007). Die natürliche Verjüngung der laubabwerfenden Eichenarten Stieleiche (*Quercus robur* L.) und Traubeneiche (*Quercus petraea* Liebl.) eine Literaturstudie mit besonderer Berücksichtigung der Waldweide. In: *Waldökologie Online* 5, S. 79–116.
- REMMERT, H. (1991). The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems — An Overview. In: *The mosaic-cycle concept of ecosystems*. Hrsg. von REMMERT, H. Ecological Studies 85. Berlin: Springer.
- RIBBENS, E., SILANDER, J. A. & PACALA, S. W. (1994). Seedling Recruitment in Forests. Calibrating Models to Predict Patterns of Tree Seedling Dispersion. In: *Ecology* 75 (6), S. 1794–1806. DOI: <https://doi.org/10.2307/1939638>.
- RÖDIG, E., CUNTZ, M., HEINKE, J., RAMMIG, A. & HUTH, A. (2017a). Spatial heterogeneity of biomass and forest structure of the Amazon rain forest: Linking remote sensing, forest modelling and field inventory. In: *Global Ecology and Biogeography* 26 (11), S. 1292–1302. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12639>.
- RÖDIG, E., CUNTZ, M., RAMMIG, A., FISCHER, R., TAUBERT, F. & HUTH, A. (2018). The importance of forest structure for carbon fluxes of the Amazon rainforest. In: *Environmental Research Letters* 13 (5), S. 054013. DOI: <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aabc61>.
- RÖDIG, E., HUTH, A., BOHN, F. J., REBMANN, C. & CUNTZ, M. (2017b). Estimating the carbon fluxes of forests with an individual-based forest model. In: *Forest Ecosystems* 4 (1), S. 1–10. DOI: <https://doi.org/10.1186/s40663-017-0091-1>.
- RÜGER, N., ARMESTO, J. J., GUTIÉRREZ, A. G., WILLIAMS-LINERA, G. & HUTH, A. (2007a). Process-based modelling of regeneration dynamics and sustainable use in species-rich rain forests. In: *Biodiversity loss and conservation in fragmented forest landscapes:*

- the forests of montane Mexico and temperate South America*. Hrsg. von NEWTON, A. C. Oxfordshire: CAB International, S. 244–275. DOI: <https://doi.org/10.1079/9781845932619.0244>.
- RÜGER, N., GUTIÉRREZ, A. G., KISSLING, W. D., ARMESTO, J. J. & HUTH, A. (2007b). Ecological impacts of different harvesting scenarios for temperate evergreen rain forest in southern Chile—A simulation experiment. In: *Forest Ecology and Management* 252 (1-3), S. 52–66. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.06.020>.
- RÜGER, N., WILLIAMS-LINERA, G. & HUTH, A. (2007c). Modeling the dynamics of tropical montane cloud forest in central Veracruz, Mexico. In: *Tropical Montane Cloud Forests: Science for Conservation and Management*. Hrsg. von BRUIJNZEEL, L., SCATENA, F. & HAMILTON, L. International Hydrology Series. Cambridge: Cambridge University Press. DOI: <https://doi.org/10.1017/cbo9780511778384.063>.
- RÜGER, N., WILLIAMS-LINERA, G., KISSLING, W. D. & HUTH, A. (2008). Long-Term Impacts of Fuelwood Extraction on a Tropical Montane Cloud Forest. In: *Ecosystems* 11 (6), S. 868–881. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9166-8>.
- SAHA, S., KÜHNE, C. & BAUHUS, J. (2016). Lessons learned from oak cluster planting trials in central Europe. In: *Canadian Journal of Forest Research* 47 (2), S. 139–148. DOI: <https://doi.org/10.1139/cjfr-2016-0265>.
- SAHA, S., KÜHNE, C., KOHNLE, U., BRANG, P., EHRLING, A., GEISEL, J., LEDER, B., MUTH, M., PETERSEN, R., PETER, J., RUHM, W. & BAUHUS, J. (2012). Growth and quality of young oaks (*Quercus robur* and *Quercus petraea*) grown in cluster plantings in central Europe: A weighted meta-analysis. In: *Forest Ecology and Management* 283, S. 106–118. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.07.021>.
- SANIGA, M., BALANDA, M., KUCBEL, S. & PITTMER, J. (2014). Four decades of forest succession in the oak-dominated forest reserves in Slovakia. In: *iForest - Biogeosciences and Forestry* 7 (5), S. 324. DOI: <https://doi.org/10.3832/for0996-007>.
- SCHMIDT, W. (1991). Die Bodenvegetation im Wald und das Mosaik-Zyklus-Konzept. In: *Das Mosaik-Zyklus-Konzept der Ökosysteme und seine Bedeutung für den Naturschutz*. Das Mosaik-Zyklus-Konzept der Ökosysteme und seine Bedeutung für den Naturschutz (Bad Homburg, 6.–9. Sep. 1989). Hrsg. von REMMERT, H. Werner-Reimers-Stiftung, S. 16–29.
- SCHNEIDER, T. W. & KREYSA, J. (1981). Dynamische Wachstums- und Ertragsmodelle für die Douglasie und die Kiefer. Hamburg-Reinbek: Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft.
- SCHUTZGEMEINSCHAFT DEUTSCHER WALD (2011). Waldzustandsbericht 2011. URL: http://www.sdw.de/cms/upload/presse/pressemitteilungen_pdf/Waldsch-344den2011_3x.pdf (besucht am 17. 10. 2019).
- SCHWEIGER, J. & STERBA, H. (1997). A model describing natural regeneration recruitment of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in Austria. In: *Forest Ecology and Management* 97 (2), S. 107–118. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00092-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00092-3).
- SEEGER, M. (1930). Erfahrungen über die Eiche in der Rheinebene bei Emmendingen (Baden). In: *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 106, S. 201–219.
- SENN, J. & HÄSLER, H. (2005). Wildverbiss: Auswirkungen und Beurteilung. In: *Forum für Wissen*, S. 17–25.

- SHAO, G., SCHALL, P. & WEISHAMPEL, J. F. (1994). Dynamic simulations of mixed broadleaved-Pinus koraiensis forests in the Changbaishan biosphere reserve of China. In: *Forest Ecology and Management* 70 (1-3), S. 169–181. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(94\)90084-1](https://doi.org/10.1016/0378-1127(94)90084-1).
- SHAW, M. W. (1974). The reproductive characteristics of oak. In: *The British oak - its history and natural history*. Hrsg. von MORRIS, M. D. & PERRING, F. H. Faringdon: E.W. Classey Ltd, S. 162–181.
- SHUGART, H. H. (1984). A theory of forest dynamics: the ecological implications of forest succession models. New York: Springer. 296 S.
- SHUGART, H. H., ASNER, G. P., FISCHER, R., HUTH, A., KNAPP, N., LE TOAN, T. & SHUMAN, J. K. (2015). Computer and remote-sensing infrastructure to enhance large-scale testing of individual-based forest models. In: *Frontiers in Ecology and the Environment* 13 (9), S. 503–511. DOI: <https://doi.org/10.1890/140327>.
- SHUGART, H. H., HOPKINS, M. S., BURGESS, I. P. & MORTLOCK, A. T. (1980). The development of a succession model for subtropical rain forest and its application to assess the effects of timber harvest at Wiangaree State Forest, New South Wales. In: *Journal of Environmental Management* 11 (3), S. 243–265.
- SHUGART, H. H. & WEST, D. C. (1977). Development of an Appalachian deciduous forest succession model and its application to assessment of the impact of the chestnut blight. In: *Journal of Environmental Management* 5 (2), S. 161–179.
- SIEBEL, H. N. & BOUWMA, I. M. (1998). The occurrence of herbs and woody juveniles in a hardwood floodplain forest in relation to flooding and light. In: *Journal of Vegetation Science* 9 (5), S. 623–630. DOI: <https://doi.org/10.2307/3237280>.
- SIEHOFF, S. (2011). Succession of Semi-Natural Grasslands: Spatially-Explicit, Mechanistic Simulation Considering Various Forms of Land Use. Institute for Environmental Research. Dissertationsschrift. Aachen: Rheinisch-Westfälische Technische Hochschule Aachen.
- SIEKIERSKI, K. (1991). An individual tree based growth model for mixed Norway spruce - Scots pine stands in north - eastern Poland. In: *Annals of Warsaw Agricultural University. Forestry and Wood Technology* 42 (42), S. 7–11.
- SKIADARESIS, G., SAHA, S. & BAUHUS, J. (2016). Oak Group Planting Produces a Higher Number of Future Crop Trees, with Better Spatial Distribution than Row Planting. In: *Forests* 7 (11), S. 289. DOI: <https://doi.org/10.3390/f7110289>.
- SKRZYSZEWSKI, J. & PACH, M. (2015). Crookedness of pedunculate oak (Quercus robur L.) growing under a canopy of Scots pine (Pinus sylvestris L.) In: *Scandinavian Journal of Forest Research* 30 (8), S. 688–698. DOI: <https://doi.org/10.1080/02827581.2015.1048713>.
- SMITH, T. M. & URBAN, D. L. (1988). Scale and resolution of forest structural pattern. In: *Vegetatio* 74 (2-3), S. 143–150. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00044739>.
- SOLOMON, D. S., HERMAN, D. A. & LEAK, W. B. (1995). FIBER 3.0: An Ecological Growth Model for Northeastern Forest Types.
- SOLOMON, D. S., HOSMER, R. A. & HAYSLETT, H. T. J. (1986). A two-stage matrix model for predicting growth of forest stands in the Northeast. In: *Canadian Journal of Forest Research* 16 (3), S. 521–528. DOI: <https://doi.org/10.1139/x86-092>.

- SOLYMOS, R. (1993). Improvement and silviculture of oaks in Hungary. In: *Annales des Sciences Forestières* 50 (6), S. 607–614. DOI: <https://doi.org/10.1051/forest:19930609>.
- STERBA, H. (1983). Single stem models from inventory data with temporary plots. In: *Mitteilungen der Forstlichen Bundesversuchsanstalt Wien* 147, S. 87–101.
- (1989). Concepts and techniques for forest growth models. In: *Proceedings of IUFRO Meeting. Artificial Intelligence and Growth Models for Forest Management Decisions*. Artificial Intelligence and Growth Models for Forest Management Decisions (Wien, Österreich, 18.–22. Sep. 1989). Hrsg. von BURKHART, H. E., RAUSCHER, H. M. & JOHANN, K. Blacksburg, Virginia: School of Forestry and Wildlife Resources, S. 13–20.
- (1990). Waldschäden und Zuwachs. In: *Internationaler Kongreß Waldschadenforschung. Wissenstand und Perspektiven*. Internationaler Kongress Waldschadenforschung: Wissensstand und Perspektiven (Friedrichshafen am Bodensee, 2.–6. Okt. 1989). Hrsg. von ULRICH, B. Karlsruhe: Kernforschungszentrum Karlsruhe, S. 61–80.
- STERBA, H. & MONSERUD, R. A. (1997). Applicability of the forest stand growth simulator prognas for the Austrian part of the Bohemian Massif. In: *Ecological Modelling* 98 (1), S. 23–34. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(96\)01934-5](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(96)01934-5).
- STRUCK, G. & DOHRENBUSCH, A. (1998). Wirkungen von Pflanzverband und Düngung in jungen Traubeneichenbeständen. In: *AFZ/Der Wald* 53, S. 772–775.
- TALKKARI, A. & HYPEN, H. (1996). Development and assessment of a gap-type model to predict the effects of climate change on forests based on spatial forest data. In: *Forest Ecology and Management* 83 (3), S. 217–228. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(96\)03719-X](https://doi.org/10.1016/0378-1127(96)03719-X).
- TALKKARI, A., KELLOMÄKI, S. & PELTOLA, H. (1999). Bridging a gap between a gap model and a physiological model for calculating the effect of temperature on forest growth under boreal conditions. In: *Forest Ecology and Management* 119 (1-3), S. 137–150. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00518-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00518-0).
- THOMASIUS, H. & SCHMIDT, P. A. (2003). Waldbau und Naturschutz. In: *Handbuch Naturschutz und Landschaftspflege. Kompendium zu Schutz und Entwicklung von Lebensräumen und Landschaften*. Hrsg. von KONOLD, W., BÖKER, R. & HAMPICKE, U. Landsberg: Wiley-VCH, S. 1–44.
- THORNTON, P. E. (1998). Description of a numerical simulation model for predicting the dynamics of energy, water, carbon, and nitrogen in a terrestrial ecosystem. Dissertationsschrift. Missoula: University of Montana.
- TOMÉ, M. & BURKHART, H. E. (1989). Distance-Dependent Competition Measures for Predicting Growth of Individual Trees. In: *Forest Science* 35 (3), S. 816–831. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestscience/35.3.816>.
- TREMBLAY, J.-P., HESTER, A., MCLEOD, J. & HUOT, J. (2004). Choice and development of decision support tools for the sustainable management of deer-forest systems. In: *Forest Ecology and Management* 191 (1-3), S. 1–16. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.11.009>.
- UMWELTBUNDESAMT (2006). Anpassung an Klimaänderungen in Deutschland - Regionale Szenarien und nationale Aufgaben. URL: <http://www.umweltdaten.de/publikationen/fpdf-l/3545.pdf> (besucht am 10. 01. 2013).

- UMWELTBUNDESAMT (2007). Neue Ergebnisse zu regionalen Klimaänderungen. Das statistische Regionalisierungsmodell WETTREG. URL: <http://www.umweltdaten.de/publikationen/fpdf-l/3542.pdf> (besucht am 10. 01. 2013).
- URBAN, D. L., BONAN, G. B., SMITH, T. M. & SHUGART, H. H. (1991). Spatial applications of gap models. In: *Forest Ecology and Management* 42 (1-2), S. 95–110. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(91\)90067-6](https://doi.org/10.1016/0378-1127(91)90067-6).
- VÄISÄNEN, H., HÄNNINEN, H., KOLSTRÖM, T., LAUHANEN, R., MATTILA, U. & PAJARI, B. (1992). SIMA: A model for forest succession based on the carbon and nitrogen cycles with application to silvicultural management of the forest ecosystem. In: *Silva Carelica* 22, S. 1–85.
- VALKONEN, S. (2000). Kuusen taimikon kasvattamisen vaihtoehdot Etelä-Suomen kivennäismailla: Puhdas kuusen viljelytaimikko, vapautettu alikasvos ja kuusi-koivusekataimikko. Dissertationsschrift. Vantaa: Finnish Forest Research Institute.
- VANCLAY, J. K. (1989). A Growth Model for North Queensland Rainforests. In: *Forest Ecology and Management* 27 (3-4), S. 245–271. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(89\)90110-2](https://doi.org/10.1016/0378-1127(89)90110-2).
- (1994). *Modelling Forest Growth and Yield: Applications to Mixed Tropical Forests*. Wallingford: CAB International. 329 S.
- VANSELOW, K. (1960). Die Waldbautechnik der Eiche im bayerischen Spessart in geschichtlicher Betrachtung. In: *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 79 (9-10), S. 270–286. DOI: <https://doi.org/10.1007/bf01815007>.
- VERHEYDEN-TIXIER, H., DUNCAN, P., BALLON, P., GUILLON, N. & GUILLON, N. (1998). Selection of hardwood saplings by European roe deer: Effects of variation in the availability of palatable species and of understory vegetation. In: *Revue d'écologie* 53, S. 245–253.
- VETTENRANTA, J. (1999). Distance-dependent models for predicting the development of mixed coniferous forests in Finland. In: *Silva Fennica* 33 (1), S. 51–72. DOI: <https://doi.org/10.14214/sf.670>.
- VUOKILA, Y. (1965). Functions for variable density yield tables of pine based on temporary sample plots. In: *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 60, S. 1–80.
- WALDROP, T. A., BUCKNER, E. R., SHUGART, H. H. & MCGEE, C. E. (1986). FORCAT: A Single Tree Model of Stand Development Following Clearcutting on the Cumberland Plateau. In: *Forest Science* 32 (2), S. 297–317. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestscience/32.2.297>.
- WALENTOWSKI, H. & WINTER, S. (2007). Naturnähe im Wirtschaftswald - was ist das? In: *Tuexenia* 27, S. 19–26.
- WEISKITTEL, A. R., HANN, D. W., KERSHAW, J. A. & VANCLAY, J. K. (2011). *Forest Growth and Yield Modeling*. 1. Aufl. Chichester, UK: John Wiley & Sons. 430 S. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781119998518>.
- WELANDER, N. T. & OTTOSSON, B. (1998). The influence of shading on growth and morphology in seedlings of *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. In: *Forest Ecology and Management* 107 (1-3), S. 117–126. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00326-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00326-5).

-
- (2000). The influence of low light, drought and fertilization on transpiration and growth in young seedlings of *Quercus robur* L. In: *Forest Ecology and Management* 127 (1-3), S. 139–151. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00126-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00126-7).
- WENK, G., ANTANAITIS, V. & ŠMELKO, Š. (1990). Waldertragslehre. Berlin: Dt. Landwirtschaftsverlag.
- WILLIAMS, M. (1996). A three-dimensional model of forest development and competition. In: *Ecological Modelling* 89 (1-3), S. 73–98. DOI: [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(95\)00123-9](https://doi.org/10.1016/0304-3800(95)00123-9).
- WIMBERLY, M. C. & BARE, B. B. (1996). Distance-dependent and distance-independent models of Douglas-fir and western hemlock basal area growth following silvicultural treatment. In: *Forest Ecology and Management* 89 (1-3), S. 1–11. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03870-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03870-4).
- WOLF, W., FREI, K. & BÜCKING, W. (2005). Forstliche Aufnahmen des Bannwaldes Bechtaler Wald. In: *Bannwald Bechtaler Wald - eine Laubwald-Biozönose vor und nach dem Sturm Lothar*. Hrsg. von BÜCKING, W. & BENKE, U. Freiburg im Breisgau: FVA, S. 7–42.
- WYKOFF, W. R., CROOKSTON, N. L. & STAGE, A. R. (1982). User's guide to the stand prognosis model. Bd. INT-122. General Technical Report. Ogden: USDA Forest Service. 119 S.
- YAN, X. D. & ZHAO, S. D. (1996). Simulating sensitivities of Changbai Mountain forests to potential climate change. In: *Journal of Environmental Sciences* 8 (3), S. 354–366.

Teil II.

Das Hybrid-Modell *oak-lay*

1. Einleitung

Ein grundsätzliches Ziel der individuen-basierten Modellierung ist es im Falle der Waldökologie das Verhalten von Waldbeständen aus den emergenten Eigenschaften der einzelnen Bäume des Bestandes abzuleiten ([GRIMM & RAILSBACK 2013](#)). Dabei ist zu beachten, dass Waldbestände unter anderem durch ihre Altersstruktur, die Artenzusammensetzung, den Standort und die räumliche Verteilung stark divergieren und damit hohe Anforderungen an ein Managementmodell auf individuen-basierter Basis stellen, das in der Lage ist die Komplexität von Waldbeständen ganzheitlich darzustellen. Ein bisher wenig erforschter Bereich ist dabei die Modellierung von Verjüngungsprozessen. Bekannte Waldwachstumssimulatoren haben ihren Schwerpunkt auf der Modellierung des Wachstums von Derbholzbeständen. Verjüngungsrelevante Prozesse spielen eine untergeordnete Rolle, obwohl der Bedarf immer wieder formuliert wird ([KELLOMÄKI & VÄISÄNEN 1991](#); [URBAN et al. 1991](#); [PUKKALA & KOLSTRÖM 1992](#); [BUGMANN 1996](#); [LIU & ASHTON 1998](#); [SCHALL 1998](#); [CHAVE 1999](#); [MÄKELÄ et al. 2000](#); [ROBINSON & EK 2000](#); [HASENAUER & KINDERMANN 2002](#); [KINDERMANN et al. 2002](#); [LEDERMANN 2002](#); [PORTÉ & BARTELINK 2002](#)). Nachfolgend wird daher ein Überblick über Besonderheiten der Verjüngungsmodellierung gegeben, um die mit einhergehenden Schwierigkeiten bei der Umsetzung herauszustellen.

Ein wesentlicher Unterschied bei der Modellierung von Verjüngungen und Jung-/Altbeständen ist die notwendige Berücksichtigung bestimmter Phasen des Lebenszyklus von Baumarten. Insbesondere bei den Managementmodellen ist ein zentrales Interesse das Verhalten eines Bestandes in der vegetativen Wachstumsphase, welche keinen direkten Bezug zum Verjüngungsprozess hat. In der Verjüngungsmodellierung müssen dagegen deutlich mehr Lebenszyklusphasen berücksichtigt werden, die im Gesamten den generativen Verjüngungsprozess beschreiben ([URBANSKA 1992](#)). Dieser beginnt mit der Blüte geht über Fruchtbildung, Samenausbreitung, Lagerung, Keimung und Sukkulentenstadium bis zur Etablierungsphase. Zusätzlich kann bei bestimmten Arten auch noch die Dormanz hinzukommen.

Die Verjüngungsmodellierung beschäftigt sich daher mit verschiedenen Prozessen, die untereinander verknüpfbar sind. Um die Verjüngung als Ganzes in einem Managementmodell

zu berücksichtigen, ist es somit von großer Bedeutung, dass die einzelnen Phasen miteinander verknüpft implementiert werden (AMMER et al. 2004).

Bisherige Ansätze zur Prognose und Analyse von Waldverjüngungen und ihrer Struktur basieren ebenso wie die bekannten Waldwachstumssimulatoren hauptsächlich auf statistischen Ansätzen. Statistische Modelle liefern innerhalb ihres Parametrisierungsbereiches zuverlässige Ergebnisse und sind dank der geringen Zahl an Parametern nicht sehr rechenintensiv. Ein typisches Grundkonzept der Modellierung von Derbholzbeständen ist beispielsweise die Herleitung des Wachstums über eine potentielle Zuwachsfunktion mit anschließender Reduzierung über einen Faktor, der die Konkurrenzbeeinflussung eines fokalen Individuums beschreiben soll. Auch in den Ansätzen des Wachstums von Verjüngungen in der Etablierungsphase findet sich dieses Grundkonzept sehr häufig wieder. Beispiele für diese Anwendung finden sich bei MONSERUD & EK (1977), GOLSER & HASENAUER (1997), STERBA et al. (1997), BIBER & HERLING (2002), HASENAUER & KINDERMANN (2002), KINDERMANN et al. (2002) und HERLING (2005). Einen alternativen Ansatz entwickelte WAGNER (1999). Hier wurde Wachstum als Funktion in Abhängigkeit der Verfügbarkeit von unterirdischen Ressourcen und der Strahlung simuliert. Eine Weiterentwicklung dieses Ansatzes findet sich bei AMMER (2000).

Derartige Zuwachsfunktionen werden durch regressionsanalytische Ansätze bestimmt und beruhen somit auf bestimmten Datensätzen. Die Parameter der Funktionen beinhalten dabei alle Informationen einzelner Individuen oder Bestände, die das Wachstum in seiner Ausprägung verursacht haben. Allerdings nur sofern nicht bei der Auswahl der Daten eine Konkretisierung stattgefunden hat. Beispielsweise bewirkt die Trennung von Daten nach Baumarten eine baumartenweise Wachstumsfunktion. Für die einzelnen Phasen der Verjüngung steht dabei neben dem Wachstum auch die Individuenzahl im Fokus, die in die jeweils folgende Verjüngungsphase übergeht. Für die enthaltenen Informationen der Parameter können die bei MAYER (1977) aufgeführten Faktorenkomplexe abgeleitet werden:

Tabelle 1.1.: Die Verjüngung beeinflussende Faktorenkomplexe (nach MAYER 1977)

Komplexe	Faktoren
<i>Standort</i>	Boden, Temperatur, Niederschlag
<i>Natürliche Waldgesellschaft</i>	Floristische Zusammensetzung, Soziolog. Charakter, Genese u. Sukzession
<i>Bestand</i>	Altersphase, Entwicklungsstadium, Mischung, Struktur
<i>Baumarten</i>	Biologie u. Physiologie (Licht- u. Schattenbaumarten), Konkurrenzkraft
<i>Samenerzeugung & -verbreitung</i>	Häufigkeit u. Ergiebigkeit von Samenjahren, Verbreitungsmittel, Witterung in der Keimungsphase
<i>Milieu der Anwuchsstellen</i>	Mikroklima (Licht, Feuchtigkeit, Wärme, Wind), Bodenvegetation
<i>Anthropo-zoochore Faktoren</i>	Wild, Mäuse, Kleintierwelt, Schutzsituation, Düngung

Um die in Tabelle 1.1 aufgeführten Faktoren konkreter berücksichtigen zu können, können diese als zusätzliche, erklärende Variablen in ein statistisches Modell integriert werden.

Allerdings bringt diese Modellfamilie mehrere Komplikationen in Form von Kollinearität, Interaktion der Variablen, Nicht-Lineare Zusammenhänge, Modellbildung und Modellvereinfachung mit sich, die es zu berücksichtigen gilt. Zusätzliche Komplexität wird durch unterschiedliche Skalenniveaus von erklärenden Variablen erreicht. Die Einbindung aller genannten Faktoren erschwert daher die Umsetzung und Interpretation eines solchen Modells ungemein.

Ein zusätzlicher und entscheidender Schwachpunkt statistischer Modelle ist die Anfälligkeit plausible Ergebnisse bei Extrapolation zu geben, da für jedes Modell durch die Datengrundlage ein bestimmter Rahmen gegeben ist.

Alternativ zu den regressionsanalytischen Ansätzen finden sich in der Literatur auch Ansätze die auf Basis von neuronalen Netzen (HASENAUER & KINDERMANN 2002) oder Entscheidungsbäumen (KINDERMANN et al. 2002) beruhen. Ältere Ansätze finden sich bei LEAK (1968) und SHUGART et al. (1973).

Eine bisher weitgehend unberücksichtigte Modellfamilie in der Waldwachstumsmodellierung sind Hybridmodelle. Als Hybridmodelle werden Modelle bezeichnet, die individuenmit sogenannten prozess-basierten Modellen kombinieren. Prozess-basierte Modelle beschreiben physiologische Mechanismen wie Photosynthese oder Respiration und deren Wechselwirkungen mit der abiotischen Umwelt (zum Beispiel RUNNING & COUGHLAN 1988; BOSSEL 1996; THORNLEY 1998). Um derartige Prozesse beschreiben zu können, ist eine Berücksichtigung von Umweltparametern unumgänglich. Beispielsweise berücksichtigen nahezu alle PBMs die Umweltparameter Temperatur, Niederschlag und Strahlung (FONTES et al. 2010).

Während es bei der Modellierung von Derbholzbeständen einige Ansätze mit Hybridmodellen gibt, konnte mit dem Schwerpunkt auf der Verjüngungsmodellierung kein derartiges Modell ausgemacht werden. Bekannte Beispiele sind die Modelle *TRIPLEX* (PENG et al. 2002), *PICUS V1.3* (SEIDL et al. 2005), *iLand* (SEIDL et al. 2012) und *FORMIND-fest* (BOHN et al. 2014). Trotzdem wird solchen Hybrid-Modellen ein großes Potential nachgesagt, um das Wachstum von Waldökosystemen für Managemententscheidungen zu modellieren (BATTAGLIA & SANDS 1998; MONSERUD 2003; BARTELINK & MOHREN 2004; PRETZSCH 2006; FONTES et al. 2010).

Ein Hybridmodell versucht bereits bekannte Erkenntnisse und bestätigte Hypothesen zu bestimmten Prozessen mechanistisch zu berücksichtigen. Wissenslücken werden dagegen durch statistische Modelle gefüllt und können bei Weiterentwicklung von Modellen und dem Vorliegen neuer Erkenntnisse durch mechanistische Ansätze ersetzt werden. Damit wird versucht Nachteilen von rein ökophysiologisch-basierten Prozessmodellen entgegenzuwirken. Diese bestehen in erster Linie aus dem hohen Komplexitätsgrad, der durch eine

Vielzahl von Parametern und Initialisierungsdaten in solche Modelle eingeht. Dies geht zu Lasten der Transparenz, des Interpretationsspielraums und der Rechenzeit. Hybridmodelle haben dagegen auch die Möglichkeit sich auf die mechanistische Beschreibung der Prozesse zu konzentrieren, die für die jeweilige Fragestellung nötig sind. Allerdings besteht die Herausforderung bei der Entwicklung von Hybridmodellen diese zu identifizieren. Außerdem übernehmen Hybridmodelle bei zunehmenden Komplexitätsgrad schrittweise die Nachteile der rein ökophysiologisch-basierten Prozessmodelle.

Daher wurde mit dem Modell *oak-lay* ein Hybridmodell entwickelt, das seinen Fokus auf die Etablierungsphase von Naturverjüngung der Traubeneiche (*Quercus petraea* (MATT.) LIEBL.) legt. Um die Kriterien eines Hybridmodells zu erfüllen, wurde der Jungwuchs individuenbasiert und räumlich explizit modelliert. Die prozess-basierte Komponente beschäftigt sich mit dem Wasserhaushalt eines jeden Individuums. In bisherigen Forschungen zur Verjüngungsökologie der Eiche wurde zwar ein großer Fokus auf die Lichtverfügbarkeit gelegt (JARVIS 1964; IGBOANUGO 1990; WELANDER & OTTOSSON 2000; ANNIGHÖFER et al. 2015; KAMLER et al. 2016), allerdings ist der Wissensstand bezüglich der Modellierung von Lichtverfügbarkeit im Vergleich zur Wasserhaushaltsmodellierung zurückgeblieben. Für die Modellierung des Lichts wird hier daher auf phänomenologische Ansätze zurückgegriffen. Für die Umsetzung des Wasserhaushaltsmodells wurde ein Submodell des *Hurley-Pasture*-Modells von THORNLEY (1998) ausgewählt. Dieses berechnet anhand von Potentialunterschieden den Wasserfluss vom Boden über die Wurzel in den Spross, wo das Wasser letztendlich transpiriert. Die Wahl dieses Submodells bringt die konkrete Berücksichtigung vieler Faktoren (Siehe Tabelle 1.1) mit sich. Neben einigen abiotischen Faktoren wurde die Möglichkeit genutzt, um die Konkurrenz des Jungwuchses mit der Begleitvegetation um die Ressource Wasser darzustellen. Ebenso berücksichtigt wurde der Einfluss des Altbestandes auf die Transpiration von Jungwuchs und Begleitvegetation.

Diese Studie soll das Hybridmodell *oak-lay* vorstellen. Dafür soll das ODD-Protokoll (*Overview, Design concepts and Details*) von GRIMM et al. (2006) und GRIMM et al. (2010) zur Anwendung kommen, das in der Vorstellung von individuen-basierten Modellen ein standardisiertes Verfahren darstellt und in dieser Form erstmals bei einem Hybridmodell mit Verjüngung angewendet wird.

Weiterhin sollen in dieser Studie erste Analysen zum Modellverhalten vorgestellt werden. Dabei handelt es sich um eine globale Sensitivitätsanalyse zum Wassersubmodell und eine Analyse zur benötigten Rechenzeit des Modells mit Hilfe von Landau-Symbolen. Auf weitere durchgeführte kleinere Analysen wird in der Diskussion eingegangen.

2. Material & Methoden

2.1. Modellbeschreibung

Die nachfolgende Beschreibung des Modells folgt dem sogenannten ODD-Protokoll. ODD steht für *Overview, Design Concepts and Details* und ist ein standardisiertes Verfahren zur Beschreibung von individuen-basierten Modellen ([GRIMM et al. 2006](#); [GRIMM et al. 2010](#)). In der Modellierung ist es üblich den Modellen einen Eigennamen zu geben. Das Modell dieses Vorhabens wurde auf den Namen *oak-lay* getauft.

2.1.1. Überblick

2.1.1.1. Ziel des Modells

Oak-lay ist ein Simulationsmodell, das aus dem individuellen Verhalten von Eichennaturverjüngung unter Altbeständen mit Hilfe der Prozesse Konkurrenz, Wachstum und Mortalität die emergenten Eigenschaften dieses Ökosystems beschreibt. Jeder Eichen-Jungbaum unter einer Höhe von 1,30 m wird durch die Wechselwirkungen aus Zustandsvariablen, biotischer und abiotischer Umwelt beeinflusst. Der Aufnahme von pflanzenverfügbarem Wasser und Licht im Zusammenspiel mit klimatischen Faktoren wird eine wesentliche Rolle zuteil. Dieser synchrone Konkurrenzprozess wird über ein prozess-basiertes und physiologisches Wasserhaushaltsmodell modelliert, welches für jedes Individuum einzeln berechnet wird. Eine derartige Kombination von prozess-basierter und individuen-basierter Modellierung ist bei der Verjüngungsmodellierung von Baumarten bisher einzigartig.

Das *oak-lay* Modell baut zusätzlich auf einen phänomenologische Konkurrenzansatz von [BERGER & HILDENBRANDT \(2000\)](#) auf. Dieser Konkurrenzansatz, *Field-Of-Neighbourhood* (FON) genannt, ermöglicht die Berechnung von oberirdischem Konkurrenzeinfluss von älteren Bäumen auf jeden beliebigen räumlichen Punkt im Modell. Die Verfügbarkeit von Licht am Waldboden wird so über den FON-Ansatz modelliert. Die Wachstumsfunktion und Parameter des Altbestandes sind dabei auf die europäische Baumart Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) angepasst.

Da Jungbäume nicht nur den Konkurrenzeinflüssen von anderen Jung- und Altbäumen unterlegen sind, sondern auch durch begleitende Bodenvegetation beeinflusst werden, enthält das *oak-lay* ebenso einen vereinfachten Ansatz zur Modellierung der Bodenvegetation. Etwas genauer gesagt werden Grass- und Krautschicht jeweils durch Höhe und Dichte in quadratmeterweise Schichten diskretisiert und beschrieben.

2.1.1.2. Entitäten, Zustandsvariablen und raum-zeitliche Skalen

Die Entitäten werden in drei Gruppen unterteilt: Jungbäume, Altbäume und Begleitvegetation. Tabelle 2.1 gibt einen vereinfachten Überblick über die wichtigsten Zustandsvariablen der einzelnen Entitäten.

Tabelle 2.1.: Vereinfachter Überblick über die Zustandsvariablen von *oak-lay*

Jungwuchs	Altbäume	Begleitvegetation
Spezies	Spezies	Spezies
Alter	Alter	
Position (x, y)	Position (x, y)	Position (x, y)
Höhe	Höhe	Höhe
Biomasse		Biomasse
Blattflächenindex		Blattflächenindex
	Brusthöhendurchmesser	
	Kronenbreite	

Erreichen Jungbäume eine für den BHD erforderliche Höhe von 1,30 m, dann wird deren Entitätszugehörigkeit zu einem Altbaum geändert. Die Trennung von Jung- und Altbaum ist nötig, um den Besonderheiten der Wasserhaushaltsberechnung gerecht werden zu können. Diese Berechnung erfolgt in kleinen, variablen Schritten und ist sehr rechenintensiv. Es wird daher angenommen, dass Bäume ab einer Höhe von 1,30 m kaum noch dem Konkurrenzdruck der Begleitvegetation ausgesetzt sind und ab diesem Punkt eine jährliche Berechnung über den phänomenologischen FON-Ansatz als günstiger anzusehen ist.

Die zeitliche Skalierung einzelner Prozesse erfolgt in unterschiedlichen Zeitschritten. Dem *oak-lay* liegt ein Kalender zu Grunde, der eine genaue Bestimmung der simulierten Uhrzeit und des Datums ermöglicht. Da das prozess-basierte Wasserhaushaltsmodell auf einem Differentialgleichungsmodell basiert (THORNLEY 1996; THORNLEY 1998), sind hier dynamische Zeitschritte von Nöten. Die Ergebnisse dieses Submodells werden wöchentlich zusammengefasst und für die Modellierung der Wachstumsprozesse von Jungbäumen und Begleitvegetation in der Vegetationsperiode genutzt. Außerhalb der Vegetationsperiode findet keine Berechnung statt. Damit wird die Annahme getroffen, dass die Feldkapazität

zu Beginn der Vegetationsperiode gefüllt ist. Diese Annahme ist optimistisch gewählt, da für den ostdeutschen Raum diese Annahme nicht jedes Jahr zutrifft (BÖTTCHER & SCHMIDT 2019). Trotzdem ist sie gängige Praxis und wird beispielsweise für bestimmte Trockenstres-sindikatoren wie der Standortwasserbilanz nach GRIER & RUNNING (1977) angenommen. Ein jüngeres Anwendungsbeispiel für Norddeutschland findet sich bei BÖCKMANN et al. (2019).

Die räumliche Skalierung von *oak-lay* ist variabel und erfolgt in Quadratmeterschritten. Je höher skaliert wird, desto höher wird auch der Rechenbedarf des Modells, da bei der Verjüngungsmodellierung sehr viele Individuen berechnet werden müssen. Für aktuelle Tests und Simulationen hat sich eine Größe von 13 m x 13 m bewährt, um auch Rückkopplungen aus dem Altbestand ausreichend darstellen zu können.

2.1.1.3. Übersicht und zeitliche Abfolge der Prozesse

Die Berechnung von unterschiedlichen Prozessen erfolgte zu unterschiedlichen Zeitpunkten. Während die Wasserflüsse von Boden über Wurzel und Spross von Jungwuchs und Begleitvegetation in die Atmosphäre in sehr kleinen, adaptiven Zeitschritten von wenigen Minuten erfolgt, geschieht die Berechnung der meisten Prozesse im wöchentlichen Takt innerhalb der simulierten Vegetationsperiode (siehe Abbildung 2.1).

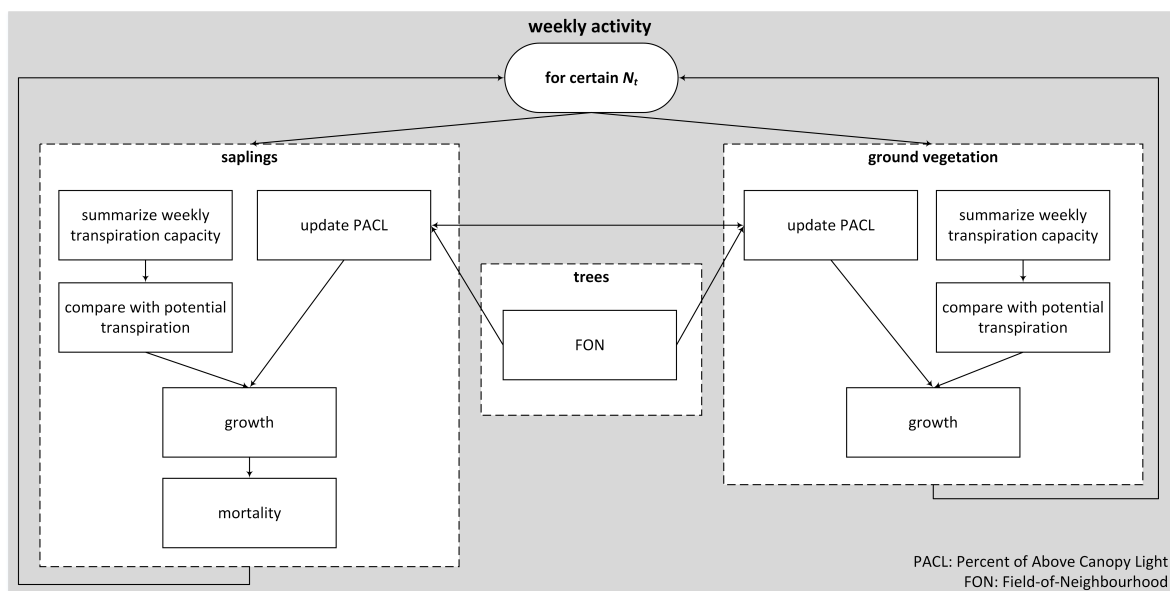


Abbildung 2.1.: Darstellung der wöchentlich berechneten Prozesse von *oak-lay*.

Das optimale Wachstum der Jungbäume und der Begleitvegetation werden dabei durch das Verhältnis von tatsächlicher zu potentieller Transpiration korrigiert. Die Transpiration wird durch ein Submodell zur Wasserhaushaltsberechnung für die Entitäten Jungwuchs und

Begleitvegetation beschrieben. Hierbei handelt es sich um ein Differentialgleichungsmodell, das die oben beschriebenen Wasserflüsse für jedes Individuum von Jungwuchs und Begleitvegetation berechnet. Der pflanzenverfügbare Anteil der Freilandstrahlung für ein Individuum wird aus der räumlichen Konkurrenzsituation aller Entitäten asynchron berechnet.

Im jährlichen Takt können dann noch Konkurrenz-, Wachstums- und Mortalitätsprozesse der Altbäume stattfinden. Dieser Schritt ist allerdings optional, da durch das bereits kumulierte Wachstum der Altbäume wenig Veränderung in der Bodenkonnurrenzsituation resultieren würde. Je nach der gewählten Zeitspanne von Simulationen kann so Rechenzeit eingespart werden. Lediglich anthropogen induzierte Mortalität durch bestandesbehandelnde Maßnahmen ist für einige Simulationsexperimente von Bedeutung.

Zusammengefasst leiten sich aus den oben beschriebenen Prozessen folgende Submodelle ab:

- Wachstum
- Konkurrenz-Reduktionsfaktor (Potentialmodifizierung)
- Wasserhaushalt
- Lichtverfügbarkeit
- Mortalität

Darüber hinaus werden im Unterkapitel *Submodelle* (Siehe Kapitel 2.1.3) Berechnungen bezüglich der Begleitvegetation und zeitlichen Parameter gesondert behandelt.

Die verschiedenen Prozessbeschreibungen beruhen größtenteils auf bekannten Ansätzen verschiedener Autoren.

Um deutlich zu machen, welche Modellteile eine konkrete Vorlage haben, werden in Tabelle 2.2 die Quellen der verschiedenen Modellteile aufgelistet. Oft beruhen die Ansätze der verschiedenen Quellen auf anderen Ansätzen. Detaillierte Angaben hierzu finden sich entweder bei den Quellen oder in der ausführlichen Beschreibung in Kapitel 2.1.3.

Tabelle 2.2.: Quellenangabe der verschiedenen Modellteile von *oak-lay*.

Modellteil	Entität	Quelle
Wachstum	Jungwuchs	BRAND (2005)
	Begleitvegetation	BRUNNER (2004)
Konkurrenzfaktor	Jungwuchs	Eigenentwicklung
Wasserhaushalt	Jungwuchs/Begleitvegetation	MONTETH (1965) und THORNLEY (1998)
Lichtverfügbarkeit	Jungwuchs/Begleitvegetation	BEER (1852) und BRUNNER (2004)
	Altbestand	BERGER & HILDENBRANDT (2000)
Mortalität	Jungwuchs	Eigenentwicklung

Es sei an dieser Stelle noch angemerkt, dass die verschiedenen Modellteile aus unterschiedlichen Modellfamilien stammen. Die Vereinbarkeit der unterschiedlichen räumlichen und zeitlichen Skalen dieser Ansätze in *oak-lay* unter einen Hut zu bringen war dabei die größte Herausforderung bei der Entwicklung des Modells.

2.1.2. Designkonzepte

2.1.2.1. Emergenz

Die Wechselwirkungen der Individuen der verschiedenen Entitäten bewirken das emergente Verhalten im Modell. Es handelt sich dabei um Modelleigenschaften, die durch charakteristische Muster beschrieben werden. Neben bestimmten Verteilungen von Zustandsvariablen, können auch räumliche und zeitliche Muster analysiert werden.

2.1.2.2. Interaktion & Umweltwahrnehmung

Basierend auf der Position des Jungwuchses teilen sich diese ein Bodenquadrat und dessen verfügbares Wasser. Interaktion findet hier auf zwei Arten statt. Schösslinge (1) entziehen dem gemeinsamen Boden Wasser und (2) beschatten sich benachbarte Individuen, was Auswirkungen auf die Transpirationsleistung hat.

Diese Interaktionen werden durch die optionale Begleitvegetation und Altbäume modifiziert. Während Begleitvegetation auch in der Lage ist dem Boden Wasser zu entziehen und zu transpirieren, wird angenommen, dass Altbäume ihren Wasserbedarf mit tiefer liegendem Wasser decken. Durch die FON-Felder der Einzelbäume wird allerdings der Lichteinfluss am Waldboden beeinflusst.

Die Transpirationsleistung hängt wesentlich von äußeren Umweltfaktoren ab, die explizit im Modell berücksichtigt werden.

2.1.2.3. Stochastizität

Stochastizität findet in *oak-lay* bei der Initialisierung von Simulationsläufen statt. Neben den Zustandsvariablen ist auch die räumliche Verteilung von Individuen der Entitäten Jungwuchs und Altbestand zufällig bestimmt.

2.1.2.4. Beobachtung

Um das komplexe Modell für den Benutzer ausreichend übersichtlich zu gestalten, wurden mehrere Diagramme und Überwachungsmonitore dem Interface der Programmierungsum-

gebung hinzugefügt. Bedingt durch die unterschiedliche zeitliche Auflösung verschiedener Prozesse sind diese Diagramme und Monitore nach zeitlicher Auflösung angeordnet. Die Zahl der Diagramme wurde auf die wichtigsten Variablen reduziert, um die Übersicht zu erhalten. Dabei handelt es sich meist um Zustandsvariablen der Entitäten, die durch Lageparameter zusammengefasst werden. Dies sind die Höhe, Biomasse und Transpirationsleistung bei Jungwuchs und Begleitvegetation und Höhe, Brusthöhendurchmesser (in cm) (BHD) und Kronenbreite bei den Altbäumen. Darüber hinaus werden Ausfälle und Anzahl der einzelnen Entitäten dokumentiert. Generell sind Anpassungen der Beobachtungsvariablen an spezifische Forschungsfragen möglich.

Das 3D-Display soll zusätzlich zur Übersichtlichkeit beitragen. Schösslinge werden durch Linien dargestellt, die der Höhe des Individuums entsprechen. Altbäume werden als Kugeln dargestellt, deren Radius der Krone entspricht. Der Boden kann entweder den Wassergehalt oder die Lichtverfügbarkeit am Waldboden farblich skaliert darstellen.

2.1.3. Details

2.1.3.1. Initialisierung & Input

Die Simulationsfläche wird mit einer beliebigen Anzahl an Jungwuchs initialisiert. Optional ist es möglich, Begleitvegetation und Altbäume zur Simulation hinzuzufügen.

Das Submodell zur Berechnung des Wasserhaushalts (Beschreibung siehe unten) benötigt Klimadaten, um die Wasserflüsse möglichst genau berechnen zu können. Die geringen Rechenschritte erlauben es dem Nutzer diese Klimadaten auch in stündlicher Auflösung für das Modell zu nutzen. Die verwendeten Variablen sind Tabelle 2.3 zu entnehmen.

Ferner spielt die Tageslänge für die Wasserhaushaltsberechnung eine Rolle. Daher kann der Nutzer im Rahmen des Zeit-Submodells die geographische Breite mit angeben. Die vorgegebene Breite ist auf die Stadt Dessau eingestellt.

2.1.3.2. Submodelle

I. Submodell: Wachstum

Mit einer Wachstumsfunktion wird das optimale Wachstum der Zielgröße modelliert. Mittels eines Korrekturfaktors wird dann dieses optimale Wachstum an die Konkurrenzbedingung des Individuums angepasst.

Höhe

Die Höhe h ist die zentrale Zustandsvariable des Modells. Der Zuwachs wird nach dem oben beschriebenen Schema in Formel 2.1.1 berechnet.

$$\Delta h = \frac{cf * f(x)}{26} \quad (2.1.1)$$

wobei Δh der wöchentliche Höhenzuwachs innerhalb der Vegetationsperiode ist, cf ein Korrekturfaktor und $f(x)$ eine unbestimmte Wachstumsfunktion, die in Abhängig der Variablen x ist. Diese Funktion ist hier undefiniert angegeben, da in den verschiedenen Experimenten mit unterschiedlichen Funktionen gearbeitet wurde. Die konkreten Funktionen sind in den verschiedenen Kapiteln angegeben.

Für gewöhnlich werden Zuwachsfunktionen von Bäumen in jährlichen Schritten angegeben. In diesem Modell erfolgt der Zuwachs von Schösslingen allerdings in wöchentlichen Schritten innerhalb der Vegetationsperiode, welche vom 1. April bis 30. September angesetzt wird und daher 26 Wochen beträgt.

Um den Faktor cf zu bestimmen, wird die Summe der wöchentlichen Transpiration ins Verhältnis gesetzt zu der potentiellen Transpiration. Die potentielle Transpiration wird hier angenommen als der Wasserfluss in die Atmosphäre, wenn die Stomata der Pflanze komplett geöffnet sind und eine voller Lichtgenuss verfügbar ist:

$$cf_i = \frac{\sum_{j=t}^{t+7} O_{W,sh-atm,i}}{\sum_{j=t}^{t+7} PT_i} \quad (2.1.2)$$

Wobei $O_{W,sh-atm,i}$ die tatsächliche Transpiration ist (Siehe auch in der Beschreibung des Wasserhaushaltsmodells). PT_i ist die potentielle Transpiration des Individuums i mit $PACL_i = 1$ (Siehe Gleichung 2.1.35) und $\theta_{sh} = 1$ (Siehe Gleichung 2.1.33).

Biomasse

Die Biomasse wird für die Berechnung der Wasserflüsse benötigt. Im Wassersubmodell wird nach oberirdischer (AGB) und unterirdischer (BGB) Biomasse unterschieden, die wiederum in Substrat-Trockenmasse und strukturelle Trockenmasse unterteilt ist. Die Basis der Berechnung für diese Biomasse bildet eine generische Biomassefunktion (Formel 2.1.3) nach ANNIGHÖFER et al. (2016) für die AGB.

$$AGB = \beta_1 * H^{\beta_2} \quad (2.1.3)$$

wobei β_1 und β_2 art-spezifische Koeffizienten und H die Höhe in cm sind. Mit Hilfe eines Verhältnisses von AGB zu BGB kann die unterirdische Biomasse nach Formel 2.1.4 ermittelt werden.

$$BGB = AGB * f_B \quad (2.1.4)$$

wobei f_B ein Umrechnungsfaktor für die Bestimmung der BGB ist. Für jede Biomasse abschließend noch eine Aufteilung in strukturelle und Substrat-Trockenmasse erfolgen (Siehe Formeln 2.1.5 und 2.1.6).

$$B_{str} = B_i * f_{Bs} \quad (2.1.5)$$

$$B_{sub} = B_i * (1 - f_{Bs}) \quad (2.1.6)$$

wobei B_{str} die strukturelle und B_{sub} die Substrat-Trockenmasse ist. B_i ist die Gesamtbiomasse des Pflanzenkompartiments i ($i = AGB, BGB$) und f_{Bs} ist ein Parameter, der die Aufteilung der Biomasse beschreibt. Die Umrechnung der Einheiten ist nicht in den Formeln mit angegeben.

Blattflächenindex

Neben der Biomasse ist für die Berechnung von Wasser- und Lichtverfügbarkeit der Blattflächenindex (in m^2 Blattfläche $(m^2$ Bodenfläche) $^{-1}$) (LAI) eines Individuums von wichtiger Bedeutung. Festgelegt wird dieser über eine Formel nach BRUNNER (2004):

$$LAI_{spec} = HtLAParA_{spec} * (0,5 * H)^{HtLAParB_{spec}} \quad (2.1.7)$$

wobei LAI_{spec} der LAI (in m^2/m^2) der fokalen Spezies ist. $HtLAParA_{spec}$ und $HtLAParB_{spec}$ sind Parameter. Durch die Konstante 0,5 wird angenommen, dass der Schössling zur Hälfte belaubt ist.

II. Submodell: Wasserhaushaltsberechnung

Die Wasserhaushaltsberechnung, die von *oak-lay* verwendet wird, stammt ursprünglich aus dem *Hurley-Pasture* Modell von THORNLEY (1998). Anders als in der Vorlage wurde allerdings nur die Wasserhaushaltsberechnung für dieses Modell genutzt. Nachfolgend werden die Berechnungen der jeweiligen Wassergehalte genau erläutert. Um die Vielzahl an Variablen und Parametern, die teilweise kompliziert miteinander verstrickt sind, überblicken zu können, wurden diese in Tabelle 2.3 mit Beschreibungen und Einheiten zusammengefasst.

Die Variablen und Parameter der einzelnen Formeln werden anschließend allerdings auch noch einmal näher beschrieben.

Nach Implementierung des Algorithmus wurde die Neuimplementierung mit Hilfe des *Hurley-Pasture* Modells umfangreich auf Syntax- und Logikfehler überprüft. Der Vergleich beider Implementierungen ergab keine Unterschiede in den Ergebnissen.

Tabelle 2.3.: Übersicht über Zustandsvariablen, Parameter, Umweltvariablen, Pflanzenvariablen und andere Variablen des Wassersubmodells von *oak-lay*

Kürzel	Beschreibung	Einheit	Formel
W_{rt}, W_{sh}, W_{so}	Wassergehalt von Wurzel (rt), Spross (sh) und Boden (so)	kg Wasser m^{-2}	2.1.9; 2.1.16; 2.1.20
Parameter			
$C_{r,leaf}$	Blattreflektionskoeffizient		2.1.21
$C_{\psi,pr}$	Parameter, der die Druckkomponente des Pflanzenwasserpotentials beeinflusst	kg strukturelle Trockenmasse (kg Wasser) $^{-1}$	2.1.31; 2.1.34
$C_{W,rs-rt}, C_{W,so-rs}$	Konstanten, die den Widerstand zwischen Boden und Wurzel beeinflussen	$ms^{-1}; m^2$	2.1.13
$C_{WT,pl}$	Konstante für den Wassertransport in der Pflanze	kg Wasser (kg strukturelle Trockenmasse) $^{-1}$ [J (kg Wasser) $^{-1}$] $^{-1}$ Tag $^{-1}$	2.1.18
d_{soil}	Bodentiefe	m	2.1.28
$f_{rain,i,e,m}$	Anteil des interzeptierten Regens, der jeden Monat evaporiert ($m = 1 - 12$)	kg m^{-3} s	2.1.10
$f_{S,os-ac}$	Anteil der Substratmasse, die osmotisch aktiv ist		2.1.30; 2.1.34
h_{ref}	Referenzhöhe für meteorologische Messungen	m	2.1.23
$K_{so,max}$	Maximalwert der hydraulischen Leitfähigkeit des Bodens	kg m^{-3} s	2.1.14
$K_{W,rs-rt}$	Konstante, die den Widerstand zwischen Boden und Wurzel beschreibt	kg strukturelle Trockenmasse m^{-2}	2.1.13
k_{can}	Interzeptionskoeffizient / Blattflächenextinktionskoeffizient	m^2 Bodenfläche (m^2 Blattfläche) $^{-1}$	2.1.10; 2.1.21
k_{vk}	von Karman Konstante		2.1.23
$q_{\psi,soW}$	Exponent der Bodenwassereigenschaften	$\in (2,18)$	2.1.14; 2.1.29
R_{gas}	Gaskonstante	J (kg mol) $^{-1}$ K $^{-1}$	2.1.30; 2.1.34
ϵ	Zellwandrigidität / Young's Modulus	Pa	2.1.31; 2.1.34
μ_s	Molarmasse von Substrat und Wasser	kg (kg mol) $^{-1}$	2.1.30; 2.1.34

Tabelle wird fortgesetzt ...

...Fortsetzung Tabelle

Kürzel	Beschreibung	Einheit	Formel
ρ_w	Wasserdichte	kg m^{-3}	2.1.9; 2.1.10; 2.1.31; 2.1.34
χ_{leaf}	Transmission		2.1.21
$\psi_{so,max}$	Wasserpotential des Bodens bei erreichter Feldkapazität	J kg^{-1}	2.1.29
Andere Variablen und Wasserflüsse			
$f_{rain,i}$	Regenanteil, der von der Blattfläche aufgenommen wird		2.1.10
g_{blcon}	Grenzschichtleitfähigkeit	m s^{-1}	2.1.23; 2.1.24
$g_{W,rt-sh}$	Leitfähigkeit für Wasser zwischen Wurzel und Spross	$\text{kg m}^{-4} \text{ Tag}^{-1}$	2.1.17; 2.1.18
$I_{W,so}$	Wasserfluss in den Boden	$\text{kg Wasser m}^{-2} \text{ Tag}^{-1}$	2.1.8; 2.1.9
$I_{W,rt-sh}$	Wasserfluss von der Wurzel in den Spross	$\text{kg Wasser m}^{-2} \text{ Tag}^{-1}$	2.1.19; 2.1.20
$I_{W,so-rt}$	Wasserfluss vom Boden in die Wurzel	$\text{kg Wasser m}^{-2} \text{ Tag}^{-1}$	2.1.15; 2.1.16
$j_{NetR,abs-can}$	Von der Laubfläche absorbierte Strahlung	$\text{J m}^{-2} \text{ Tag}^{-1}$	2.1.22; 2.1.24
K_{so}	Hydraulische Leitfähigkeit des Bodens	$\text{kg m}^{-3} \text{ s}$	2.1.13; 2.1.14
$O_{W,rain-int-atm}$	Abgabe von interzeptiertem Niederschlag	$\text{kg Wasser m}^{-2} \text{ Tag}^{-1}$	2.1.9; 2.1.10
$O_{W,rt-sh}$	Wasserabgabe von der Wurzel in den Spross	$\text{kg Wasser m}^{-2} \text{ Tag}^{-1}$	2.1.16; 2.1.17; 2.1.19
$O_{W,sh-atm}$	Wasserabgabe vom Spross in die Atmosphäre (Transpiration)	$\text{kg Wasser m}^{-2} \text{ Tag}^{-1}$	2.1.20; 2.1.24
$O_{W,so-drain}$	Drainage	$\text{kg Wasser m}^{-2} \text{ Tag}^{-1}$	2.1.8
$O_{W,so-rt}$	Wasserabgabe vom Boden in die Wurzel	$\text{kg Wasser m}^{-2} \text{ Tag}^{-1}$	2.1.9; 2.1.12; 2.1.15
t	Zeit, unabhängige Variable	Tag	
$r_{W,so-rt}$	Widerstand des Wassertransportes vom Boden zur Wurzel	$\text{kg}^{-1} \text{ m}^4 \text{ s}^{-1}$	2.1.12; 2.1.13
$W_{i(=0)}$	Wassergehalt von Wurzel/Spross bei $\psi = 0$	kg Wasser m^{-2}	2.1.33
$\theta_{rt}, \theta_{sh}, \theta_{so}$	Relativer Wassergehalt von Wurzel, Spross und Boden	%	2.1.8; 2.1.14; 2.1.27; 2.1.33; 2.1.28; 2.1.29
$\psi_i, \psi_{i,os}, \psi_{i,pr}$	Wasserpotential von Wurzel und Spross: Gesamtes, Osmotisches und Matrixpotential	$\text{J (kg Wasser)}^{-1}$	2.1.12; 2.1.17; 2.1.30; 2.1.31; 2.1.32; 2.1.34
ψ_{so}	Wasserpotential des Bodens	$\text{J (kg Wasser)}^{-1}$	2.1.12; 2.1.29

Tabelle wird fortgesetzt ...

...Fortsetzung Tabelle

Kürzel	Beschreibung	Einheit	Formel
Umweltvariablen			
\dot{j}_{NetR}	Nettostrahlung der Laubfläche	$\text{J m}^{-2} \text{Tag}^{-1}$	2.1.22
r_{ain}	Niederschlag	m Tag^{-1}	2.1.9; 2.1.10
T_{air}, T_{soil}	Luft- und Bodentemperatur	$^{\circ}\text{C}$	2.1.30; 2.1.34
w_{ind}	Windgeschwindigkeit	m s^{-1}	2.1.23
Pflanzenvariablen			
g_s	Leitfähigkeit der Stomata	m s^{-1}	2.1.25; 2.1.27
L_{ai}	Blattflächenindex	$\text{m}^2 \text{Blattfläche (m}^2 \text{Bodenfläche)}^{-1}$	2.1.10; 2.1.21; 2.1.25
$M_{s,rt}, M_{s,sh}$	Substrattrockenmasse von Wurzel und Spross	$\text{kg Substrattrockenmasse m}^{-2}$	2.1.30, 2.1.34
$M_{x,rt}, M_{x,sh}$	strukturelle Trockenmasse von Wurzel und Spross	$\text{kg strukturelle Trockenmasse m}^{-2}$	2.1.13; 2.1.18; 2.1.31; 2.1.34
ρ_{rt}	Wurzeldichte	$\text{kg strukturelle Trockenmasse (m}^3 \text{Boden)}^{-1}$	2.1.13

Bodenwasserzu und -abflüsse

Ob dem Boden Wasser zugeführt wird, hängt von seinem aktuellen Wassergehalt ab. Hat dieser die Feldkapazität erreicht, so fließt der Nettozufluss des Bodenwassers in den Unterboden ab. Konkret wird diese Abfrage durch Formel 2.1.8 beschrieben.

$$\begin{aligned}
 & \text{Wenn}[(> 0) \ \& \ (\theta_{so} \geq \theta_{so,max})] \\
 & \quad \frac{dW_{so}}{dt} = 0, \quad O_{W,so-drain} = I_{W,so}; \\
 & \text{sonst} \quad \frac{dW_{so}}{dt} = I_{W,so}, \quad O_{W,so-drain} = 0
 \end{aligned} \tag{2.1.8}$$

Wobei $I_{W,so}$ der Nettofluss von Wasser in den Boden ist, θ_{so} der relative Bodenwassergehalt, $\theta_{so,max}$ der maximale relative Bodenwassergehalt (Feldkapazität), $\frac{dW_{so}}{dt}$ der Zufluss an Bodenwasser über den Zeitschritt dt und $O_{W,so-drain}$ der überschüssige Abfluss, der aus dem Modell heraus fließt.

Der Nettozufluss von Wasser in den Boden wird durch Formel 2.1.9 beschrieben.

$$I_{W,so} = \rho_w r_{ain} - O_{W,rain-int-atm} - O_{W,so-rt} \quad (2.1.9)$$

Wobei ρ_w die Wasserdichte ist, r_{ain} die tägliche Niederschlagsmenge und $O_{W,so-rt}$ die Aufnahme von Wasser aus dem Boden in die Wurzel. $O_{W,rain-int-atm}$ ist der Niederschlag, der von der Blattfläche interzeptiert wird und anschließend in die Atmosphäre evaporiert. Dieser Anteil wird abhängig vom LAI und dem Kalendermonat berechnet (Siehe Formel 2.1.10)

$$O_{W,rain-int-atm} = \rho_w r_{ain} f_{rain,i} f_{rain,i,e,m} \quad (2.1.10)$$

$$f_{rain,i} = 1 - e^{-k_{can} L_{ai}} \quad (2.1.11)$$

Wobei $f_{rain,i}$ der Anteil des Regens ist, der von der Blattfläche interzeptiert wird. $f_{rain,i,e,m}$ ist der Anteil des Niederschlages, der in den jeweiligen Kalendermonaten evaporiert, k_{can} ist der Interzeptionskoeffizient und L_{ai} ist der Blattflächenindex (in m^2 Blattfläche (m^2 Bodenfläche) $^{-1}$).

Der andere Ausfluss aus Formel 2.1.9 $O_{W,so-rt}$ beschreibt den Übergang von Bodenwasser in die Wurzel. Hierfür wird die Differenz beider Wasserpotentiale in Beziehung zum Wassertransportwiderstand gesetzt. Die Zahl 86400 in Formel 2.1.12 ist für die Umrechnung von s^{-1} in Tag^{-1} vorgesehen.

$$O_{W,so-rt} = \frac{86400(\psi_{so} - \psi_{rt})}{r_{W,so-rt}} \quad (2.1.12)$$

Wobei ψ_{so} und ψ_{rt} die Wasserpotentiale von Boden und Wurzel sind. $r_{W,so-rt}$ ist der Widerstand des Wassertransportes von Boden in Wurzel (Siehe Formel 2.1.13).

$$r_{W,so-rt} = \frac{c_{W,so-rs} \rho_{rt}}{K_{so} M_{x,rt}} + \frac{c_{W,rs-rt}}{\rho_{rt}} \left(\frac{M_{x,rt} + K_{W,rs-rt}}{M_{x,rt}} \right) \quad (2.1.13)$$

Wobei $c_{W,so-rs}$, $c_{W,rs-rt}$ und $K_{W,rs-rt}$ Konstanten sind, die den Widerstand zwischen Boden und Wurzel beschreiben. ρ_{rt} ist die Wurzeldichte, K_{so} die Hydraulische Leitfähigkeit des Bodens und $M_{x,rt}$ die strukturelle Trockenmasse der Wurzel. Der erste Term beschreibt die Resistenz zwischen Boden und Wurzel in Abhängigkeit des Bodenwassergehaltes, der über K_{so} (Siehe Formel 2.1.14) repräsentiert ist. Der zweite Term ist unabhängig vom Bodenwassergehalt und beschreibt die Resistenz in Abhängigkeit der Biomasse eines Individuums. Weitere Details zu dieser Formel sind in THORNLEY (1996) und THORNLEY (1998) zu finden.

Die Hydraulische Leitfähigkeit K_{so} wird mit Hilfe bestimmter Parameter berechnet, die die Eigenschaften des Bodens beschreiben. Neben der Feldkapazität $\theta_{so,max}$ gehen noch der Parameter für die Bodenwassereigenschaften $q_{\psi,soW}$ (als Exponent) und der Maximalwert für die Hydraulische Leitfähigkeit ($K_{so,max}$) in Formel 2.1.14 ein.

$$K_{so} = K_{so,max} \left(\frac{\theta_{so}}{\theta_{so,max}} \right)^{2q_{\psi,soW}+3} \quad (2.1.14)$$

Wassertransport zwischen Wurzel und Spross

Ein Teil des Abflusses aus dem Boden wird der Wurzel zugeführt (Siehe Formel 2.1.9). Daher wird dieser dem Zufluss der Wurzel gleich gesetzt:

$$I_{W,so-rt} = O_{W,so-rt} \quad (2.1.15)$$

Die Differentialgleichung zur Bestimmung des Nettozuflusses der Wurzel beinhaltet außerdem noch den Abfluss aus der Wurzel in den Spross:

$$\frac{dW_{rt}}{dt} = I_{W,so-rt} - O_{W,rt-sh} \quad (2.1.16)$$

Der Abfluss aus der Wurzel in den Spross wird aus der Differenz der beiden Wasserpotentiale gebildet. Zusätzlich wird die Leitfähigkeit zwischen Wurzel und Spross berücksichtigt:

$$O_{W,rt-sh} = g_{W,rt-sh} (\psi_{rt} - \psi_{sh}) \quad (2.1.17)$$

$$g_{W,rt-sh} = \frac{M_{x,rt} M_{x,sh}}{M_{x,rt} + M_{x,sh}} \quad (2.1.18)$$

Wobei $g_{W,rt-sh}$ die Leitfähigkeit zwischen Wurzel und Spross darstellt. ψ_{rt} und ψ_{sh} sind die Wasserpotentiale von Wurzel und Spross. $c_{WT,pl}$ ist eine Konstante für den Wassertransport in der Pflanze und $M_{x,rt} / M_{x,sh}$ sind die strukturellen Trockenmassen von Wurzel und Spross.

Äquivalent zu Formel 2.1.15 wird der Abfluss von Wurzelwasser in den Spross dem Zufluss des Sprosses gleich gesetzt:

$$I_{W,rt-sh} = O_{W,rt-sh} \quad (2.1.19)$$

Für die Differentialgleichung des Sprosses muss außerdem die Transpiration berücksichtigt werden. Optional ist es auch möglich, dass Wasserabgabe durch grasende Tiere ($-O_{W,sh-ani}$) oder Mahd ($O_{W,sh-harv}$) in diese Formel integriert wird:

$$\frac{dW_{sh}}{dt} = I_{W,rt-sh} - O_{W,sh-atm} - O_{W,sh-ani} - O_{W,sh-harv} \quad (2.1.20)$$

Transpiration

Die Transpiration wird auf Basis der *Penman-Monteith*-Gleichung berechnet (MONTEITH 1965; ALLEN 1998). Um die Gleichung allerdings anwenden zu können, müssen noch weitere Variablen berechnet werden, die nachfolgend beschrieben werden.

Es wird angenommen, dass der Anteil der einfallenden Nettostrahlung, die von der Blattfläche absorbiert wird, derselbe ist wie der Anteil der absorbierten photosynthetisch aktiven Strahlung im Wellenbereich 400 nm bis 700 nm. Dieser wird folgendermaßen berechnet:

$$f_{PAR,abs-can} = \left(\frac{1 - c_{r,leaf} - \chi_{leaf}}{1 - \chi_{leaf}} \right) (1 - e^{-k_{can} L_{ai}}) \quad (2.1.21)$$

Wobei $c_{r,leaf}$ der Blattreflektionskoeffizient und χ_{leaf} die Transmission sind.

Der Nettostrahlungsfluss, der von der Blattfläche absorbiert wird, wird in der folgenden Formel berechnet:

$$\begin{aligned} j_{NetR,abs-can} &= f_{PAR,abs-can} j_{NetR} \\ j_{NetR} &= r_{NetR,PAR} j_{PAR,sc} \end{aligned} \quad (2.1.22)$$

Wobei j_{NetR} die tatsächliche Nettostrahlung ist. $r_{NetR,PAR}$ ist ein konstantes Verhältnis von Nettostrahlung zur photosynthetisch aktiven Strahlung und $j_{PAR,sc}$ ist der tatsächlich einfallende Lichtfluss.

Die Grenzschichtleitfähigkeit wird in Formel 2.1.23 dargestellt.

$$g_{blcon} = \frac{(k_{vk})^2 w_{ind}}{\ln[(h_{ref} + \zeta_{heat,vap} - d) / \zeta_{heat,vap}] \ln[(h_{ref} + \zeta_{mntm} - d) / \zeta_{mntm}]} \quad (2.1.23)$$

Wobei k_{vk} die von Karman Konstante ist. w_{ind} ist die Windgeschwindigkeit (in m s^{-1}), h_{ref} ist die Referenzhöhe für meteorologische Messungen (in m). $\zeta_{heat,vap}$ und ζ_{mntm} sind Rauheitsparameter für Hitze und Dampfaustausch und d ist der Nullflächenabstand.

Für die Transpiration $O_{W,sh-atm}$ wird in diesem Modell die Wärmestrahlung vom Boden vernachlässigt. Es ergibt sich daher in Formel 2.1.24. Es handelt sich dabei um eine vereinfachte Form der *Penman-Monteith* Gleichung (MONTEITH 1965).

$$O_{W,sh-atm} = \frac{s * j_{NetR,abs-can} + 86400 * \lambda * g_{blcon} * (\rho_{swv} - \rho_{wv})}{\lambda [s + \gamma(1 + g_{blcon}/g_{can})]} \quad (2.1.24)$$

Wobei s die Änderung des gesättigten Wasserdampfdruckes mit der Temperatur ist. λ ist die latente Wärme der Evaporation von Wasser. ρ_{wv} ist die gegenwärtige Wasserdampfdichte und ρ_{swv} ist der Sättigungswasserdampfdruck. γ ist die psychometrische Konstante und g_{can} ist die Blattflächenleitfähigkeit. Die Parameter s , λ , ρ_{swv} und γ sind temperaturabhängige Parameter, die nach Tabelle 2.4 interpoliert werden. Die Werte sind von THORNLEY (1998) entnommen.

Tabelle 2.4.: Interpolationstabelle der temperaturabhängigen Parameter s , λ , ρ_{swv} und γ

Temperatur	s	λ	ρ_{swv}	γ
-5	$0,24 * 10^{-3}$	$2,51 * 10^6$	$3,7 * 10^{-3}$	$0,527 * 10^{-3}$
0	$0,33 * 10^{-3}$	$2,50 * 10^6$	$4,9 * 10^{-3}$	$0,521 * 10^{-3}$
5	$0,45 * 10^{-3}$	$2,49 * 10^6$	$6,8 * 10^{-3}$	$0,515 * 10^{-3}$
10	$0,60 * 10^{-3}$	$2,48 * 10^6$	$9,4 * 10^{-3}$	$0,509 * 10^{-3}$
15	$0,78 * 10^{-3}$	$2,47 * 10^6$	$12,8 * 10^{-3}$	$0,503 * 10^{-3}$
20	$1,01 * 10^{-3}$	$2,45 * 10^6$	$17,3 * 10^{-3}$	$0,495 * 10^{-3}$
25	$1,30 * 10^{-3}$	$2,44 * 10^6$	$23,1 * 10^{-3}$	$0,488 * 10^{-3}$
30	$1,65 * 10^{-3}$	$2,43 * 10^6$	$30,4 * 10^{-3}$	$0,482 * 10^{-3}$
35	$2,07 * 10^{-3}$	$2,42 * 10^6$	$39,7 * 10^{-3}$	$0,478 * 10^{-3}$
40	$2,57 * 10^{-3}$	$2,41 * 10^6$	$51,2 * 10^{-3}$	$0,474 * 10^{-3}$

Die Blattflächenleitfähigkeit setzt sich aus dem Blattflächenindex und der stomatären Leitfähigkeit g_s zusammen:

$$g_{can} = L_{ai} g_s \quad (2.1.25)$$

Die stomatäre Leitfähigkeit steht in Abhängigkeit zur CO_2 -Konzentration der Atmosphäre. Bevor g_s berechnet werden kann, muss daher der Faktor berechnet werden, der die Anpassung von g_s an die CO_2 -Konzentration definiert. Anschließend werden die stomatären Leitfähigkeiten bei offenen und geschlossenen Stomata berechnet:

$$f_{gs,CO_2} = \frac{1 + c_{gs,CO_2}}{1 + c_{gs,CO_2} \frac{CO_{2,vpm}}{350}} \quad (2.1.26)$$

$$g_{s,max} = f_{gs,CO_2} g_{s,max,350}, \quad g_{s,min} = f_{gs,CO_2} g_{s,min,350}$$

Wobei c_{gs,CO_2} ein Parameter ist, der den Effekt der CO_2 -Konzentration auf die stomatäre Leitfähigkeit beschreibt. $C_{O_2,vpm}$ ist die CO_2 -Konzentration, $g_{s,max,350}$ ist die stomatäre Leitfähigkeit bei vollständig offenen und $g_{s,min,350}$ bei vollständig geschlossenen Stomata bei 350 vpm CO_2 -Konzentration.

In einer Abschließenden Abfrage wird nun geklärt, ob die Stomata vollständig geschlossen oder offen sind oder, ob sie dazwischen liegen:

$$\begin{aligned}
 g_s &= g_{s,min}, \quad \text{if } (\theta_{sh} \leq \theta_{gs,min} \text{ or } j_{leaf} = 0) \\
 g_s &= g_{s,min} + \frac{(\theta_{sh} - \theta_{gs,min})(g_{s,max} - g_{s,min})}{\theta_{gs,max} - \theta_{gs,min}} \\
 &\quad \text{if } [(\theta_{gs,min} < \theta_{sh} \leq \theta_{gs,max}) \text{ and } j_{leaf} > 0] \\
 g_s &= g_{s,max}, \quad \text{if } (\theta_{sh} \geq \theta_{gs,max} \text{ and } j_{leaf} > 0)
 \end{aligned} \tag{2.1.27}$$

Wobei θ_{sh} der relative Wassergehalt des Sprosses. $\theta_{gs,min}$ und $\theta_{gs,max}$ sind die relativen Wassergehalte, wenn die Stomata vollständig geschlossen oder offen sind. j_{leaf} ist die Strahlung (0 bei Nacht).

Relative Wassergehalte und -potentiale

Der relative Wassergehalt θ_{so} des Bodens wird anhand des tatsächlichen Wassergehalts und der Bodentiefe berechnet:

$$\theta_{so} = \frac{W_{so}}{\rho_w d_{soil}} \tag{2.1.28}$$

Wobei W_{so} der absolute Wassergehalt des Bodens ist. ρ_w ist die Dichte von Wasser und d_{soil} ist die Tiefe des Bodens.

Mit Hilfe des relativen Wassergehaltes des Bodens lässt sich nun das Wasserpotential ψ_{so} berechnen:

$$\psi_{so} = \psi_{so,max} \left(\frac{\theta_{so,max}}{\theta_{so}} \right)^{q_{\psi,soW}} \tag{2.1.29}$$

Wobei $\psi_{so,max}$ der Wert des Wasserpotentials, wenn der relative Wassergehalt des Bodens die Feldkapazität erreicht hat. $\theta_{so,max}$ ist der maximale relative Bodenwassergehalt (Feldkapazität) und $q_{\psi,soW}$ ist der Exponent der Bodenwassereigenschaft.

Für die Berechnung der Wasserpotentiale von Wurzel und Spross werden der absolute Wassergehalt, die strukturelle und die Substrattrockenmasse herangezogen. Die einzelnen Potentiale der Pflanzenteile setzen sich dabei jeweils aus zwei Summanden zusammen, die

einerseits das Osmotische Potential und andererseits das Druckpotential repräsentieren. Das Gravitationspotential ist für den Wasserhaushalt der Begleitvegetation und der Verjüngung von geringer Bedeutung, so dass es weggelassen wird.

Die Berechnung der Potentiale für Wurzel und Spross erfolgt auf gleiche Art und Weise. Für spezifische Parameter wird daher der Index i eingesetzt, der sowohl für Wurzel (rt) als auch für den Spross (sh) genutzt werden kann.

Das osmotische Potential wird wie folgt berechnet:

$$\psi_{i,os} = - \frac{R_{gas} (T_j + 273) f_{S,os-ac} M_{s,i}}{\mu_s W_i} \quad (2.1.30)$$

Wobei R_{gas} die Gaskonstante ist, T_j die Umgebungstemperatur ($j = Luft, Boden$), $f_{S,os-ac}$ der Anteil der Substratmasse, die osmotisch aktiv ist, $M_{s,i}$ die Substrattrockenmasse von i , μ_s die Molmasse des Substrates und W_i der Wassergehalt von i .

Das Druckpotential wird durch folgende Formel beschrieben:

$$\psi_{i,pr} = \epsilon \left(\frac{c_{\psi,pr} W_i}{M_{x,i}} - 1 \right) / \rho_w \quad (2.1.31)$$

Wobei ϵ die Zellwandrigidität (auch Elastizitätsmodul oder *Young's Modulus* genannt) ist, $c_{\psi,pr}$ ein Parameter, der die Druckkomponente des Pflanzenwasserpotentials beeinflusst, $M_{x,i}$ die strukturelle Trockenmasse von i und ρ_w die Wasserdichte.

Das gesamte Wasserpotential eines Pflanzenteils setzt sich daher folgendermaßen zusammen:

$$\psi_i = \psi_{i,os} + \psi_{i,pr} \quad (2.1.32)$$

Der relative Wassergehalt von Wurzel und Spross ist nicht zwangsweise für die Funktionalität des Modells notwendig. Allerdings eignen sich diese Werte zur Überprüfung und Beobachtung des Wassermodells. Der absolute Wassergehalt wird dabei in Relation zu dem Wassergehalt gesetzt, der erreicht wird, wenn $\psi_i = 0$ ist:

$$\theta_i = \frac{W_i}{W_{i,\psi_i=0}} \quad (2.1.33)$$

Um den Wert von $W_{i,\psi_i=0}$ zu ermitteln, werden die beiden Formeln 2.1.30 und 2.1.31 zu einer quadratischen Gleichung umgestellt:

$$0 = \left(\frac{\epsilon c_{\psi,pr}}{\rho_w M_{x,i}} \right) W_i^2 - \left(\psi_i + \frac{\epsilon}{\rho_w} \right) W_i - \frac{R_{gas} (T_i + 273) f_{S,os-ac} M_{s,i}}{\mu_s} \quad (2.1.34)$$

III. Submodell: Berechnung der Lichtverfügbarkeit

Das Lichtmodell für die Konkurrenzprozesse in Bodennähe basiert auf dem *tRAYci*-Modell von BRUNNER (2004). Der prozentuale Anteil der Freilandstrahlung wird in diesem Modell für jedes Individuum auf einer Referenzhöhe von 75 % der eigenen Höhe festgelegt. Oberhalb dieses Punktes wird die Blattflächendichte der unmittelbaren Nachbarpflanzen genutzt, um die verfügbare Strahlung zu bestimmen. Das Prinzip funktioniert nach einer eindimensionalen *Beer-Lambert* Gleichung (BEER 1852):

$$PACL_i = PACL_{top} * e^{(-0,5 * \sum (LAD_j * PATH_j))} \quad (2.1.35)$$

Wobei $PACL_i$ und $PACL_{top}$ die Anteile der Freilandstrahlung des Individuums i und über der Bodenvegetation (top) sind. LAD_j ist die Blattflächendichte der benachbarten Individuen j und $PATH_j$ ist die Länge vom Kalkulationspunkt des Individuums i bis zur Höhe von j . Die bekannte Umweltvariable $j_{PAR,sc}$ aus Formel 2.1.22 wird daher folgendermaßen bestimmt:

$$j_{PAR,sc} = PACL_i * j_{acl} \quad (2.1.36)$$

Wobei j_{acl} die Freilandstrahlung ist.

Für die Beschattung der Begleitvegetation durch Altbäume wird der FON-Ansatz genutzt (Beschreibungen in BERGER & HILDENBRANDT 2000; HAMKENS 2013; GRUETERS et al. 2014), der für jede beliebige Position den Konkurrenzeinfluss berechnen kann. Je höher dieser Einfluss auf einen bestimmten Punkt ist, desto höher ist auch die Beschattung dieses Punktes. Daher wird $PACL_{top}$ durch den FON-Ansatz korrigiert. Die Berechnung des Konkurrenzeinflusses $FON(r)$ beruht auf folgender Formel:

$$FON(r) = \left\{ \begin{array}{l} \text{für } (0 \leq r < (\frac{BHD}{2})) \Rightarrow F_{max} \\ \text{für } ((\frac{BHD}{2}) \leq r \leq R_{FON}) \Rightarrow e^{c(r(\frac{BHD}{2}))} \\ \text{für } (r > R_{FON}) \Rightarrow 0 \end{array} \right\} \quad (2.1.37)$$

Wobei F_{max} das baumartenspezifische Maximum der Konkurrenzstärke ist. r ist der Abstand von der Stammposition eines fokalen Individuums zu einer beliebigen Position der simulierten Fläche, R_{FON} ist der Radius des FON und c ist eine Integrationskonstante, die aus dem baumartenspezifischen Minimum abgeleitet ist.

Aus der Formel 2.1.37 kann nun die Konkurrenzstärke $F(x, y)$ auf einer bestimmten Position (x, y) abgeleitet werden. Dabei wird die Überlappung von N -Feldern berücksichtigt:

$$F(x, y) = \sum_{n=1}^N FON_n(dist(x, y)) \quad (2.1.38)$$

Wobei $dist(x, y)$ die Distanz zwischen Feld n und der Position x, y ist. Das verfügbare Licht wird in diesem Modell für die Transpiration benötigt.

Die Korrektur von $PAC L_{top}$ erfolgt nun durch Multiplikation mit der Konkurrenzstärke $F(x, y)$ für die jeweiligen Positionen.

IV. Submodell: Mortalität

Das Ausfallen einzelner Individuen ist in IBMs zwangsweise an bestimmte Bedingungen geknüpft. Eine häufig genutzte Bedingung ist dabei die Kopplung der Mortalität an den Zuwachs, da dieser unmittelbar durch die Konkurrenzbedingungen beeinflusst wird. Fällt der Zuwachs unter einen bestimmten Grenzwert x , so kann angenommen werden, dass die Konkurrenzbeeinflussung so hoch ist, dass die boolesche Variable $X_{i,mort}$ einen wahren Wert annimmt und es somit zur Mortalität eines Individuums kommt (Siehe Formel 2.1.39).

$$X_{i,mort} = \begin{cases} wahr, & \text{wenn } \Delta h \leq x \text{ oder } \psi_{i,pr} \leq y \\ falsch, & \text{andernfalls} \end{cases} \quad (2.1.39)$$

Bedingt durch die explizite Berechnung des Wasserhaushaltes wurde die Formel 2.1.39 noch um eine zweite Bedingung erweitert. Dieser Bedingung liegt die Annahme zu Grunde, dass Pflanzen ab der Unterschreitung eines bestimmten Druckpotentials y (Siehe Formel 2.1.31) den permanenten Welkepunkt erreicht haben und damit nicht mehr in der Lage sind genügend Saugspannung aufzubauen, um den eigenen Wasserbedarf zu erfüllen.

V. Submodell: Begleitvegetation

Eine Beeinflussungsgröße des Jungwuchses von Baumarten ist neben der intraspezifischen auch die interspezifische Konkurrenz mit der Begleitvegetation. Ein kompletter individuen-basierter Ansatz für die Beschreibung der Begleitvegetation wurde dabei mit der Diskretisierung dieser umgangen, um Rechenzeit einzusparen. Begleitvegetation wird daher in Quadern zusammengefasst, die eine Grundfläche von 1 m^2 haben und mit den Zustandsvariablen Höhe und Dichte beschrieben werden. Dieses Submodell orientiert sich an dem Schicht-Ansatz von BRUNNER (2004). Erweitert werden die einzelnen Schichten der Begleitvegetation im

oak-lay durch Variablen des Wasserhaushaltsmodells, um die Wasser-Konkurrenzprozesse berücksichtigen zu können.

Höhe

Die Höhe der Vegetationsschichten (Index: i) wird nicht über eine Zuwachsfunktion berechnet, sondern als Funktion $h(PACL_i, cf_i)$ direkt über die Verfügbarkeit von Licht und Wasser:

$$h_i = h_{max} * PACL_i^{h_l} * cf_i^{h_w} \quad (2.1.40)$$

Wobei h_{max} , h_l und h_w Parameter sind. Der Parameter h_{max} beschreibt die maximale Höhe, die eine Vegetationsschicht annehmen kann. Die weiteren Parameter sind für die Wichtung der Variablen integriert. Die Variablen $PACL_i$ und cf_i werden dabei nach denselben Gleichungen wie beim Jungwuchs berechnet (Siehe Formeln 2.1.35 und 2.1.2).

Dichte

Die Dichte LAD_i (in $m^2 m^{-3}$; Siehe Gleichung 2.1.35) ist die *Leaf Area Density* (Blattflächendichte) jeder Schicht:

$$LAD_i = \frac{(LAI_{max} * PACL_i^{d_l} * cf_i^{d_w})}{h_i} \quad (2.1.41)$$

Wobei LAI_{max} der maximale Blattflächenindex der Schicht ist. Weiterhin sind d_l und d_w Parameter, die ähnlich wie in Formel 2.1.40 die Variablen zur Licht- und Wasserverfügbarkeit wichten. Der Zähler setzt beschreibt demnach die Berechnung des Blattflächenindex der Schicht. Erst durch die Division mit der Schichthöhe h_i wird die Blattflächendichte berechnet, die für das Lichtmodell (Siehe Formel 2.1.35) benötigt wird.

VI. Submodell: Zeitliche Variablen

Es wurde bereits erwähnt, dass die zeitliche Abfolge mit einer sehr hohen Auflösung und in dynamischen Schritten erfolgt. Die hohe Auflösung macht es dabei erforderlich, dass Tag-Nacht-Zyklen berücksichtigt werden. Darüber hinaus spielen auch jahreszeitliche Schwankungen von abiotischen Einflussgrößen eine wichtige Rolle. Ausgehend von der Standardvariable für die Zeit t werden daher weitere Zeitvariablen vom Modell erzeugt, mit deren Hilfe jeder Rechenschritt einer exakten Uhrzeit im gregorianischen Kalender zugeordnet werden kann. Die Standardzeitvariable t beschreibt dabei genau einen Tag. $t = 0$ beschreibt

den ersten Tag des Simulationsjahres, also den 1. Januar. Mit Veränderung des Initialwertes von t kann somit der Starttag im Jahreskalender verändert werden.

Tabelle 2.5.: Überblick der Zeitvariablen

Name	Beschreibung	Bereich	Formel
t	Simulationstag	$0 - \infty$	
t_{int}	Integerpart von t	$0 - \infty$	$t_{int} = \lfloor t \rfloor$
t_{dec}	Dezimalpart von t	$0 - 1$	$t_{dec} = t - \lfloor t \rfloor$
t_h	Stunde	$0 - 24$	$t_h = 24 * t_{dec}$
t_{dy}	Tag des Jahres	$1 - 365$	$t_{dy} = t_{int} + 1 - 365 (t_y - 1)$
t_{dm}	Tag des Monats	$1 - 31$	$t_{dm} = \lfloor [(t_{dy} + 306) - 30.6] \rfloor$
t_m	Monat	$1 - 12$	$t_m = \lfloor [(t_{dy} + 306 + 91, 3) / 30.6 t_m + 92.3] \rfloor$
t_y	Jahr	$1 - \infty$	$t_y = \lfloor \frac{t}{365} \rfloor + 1$
τ_d	relative Tageslänge	$0 - 1$	siehe Formel 2.1.43
Δt	Zeitschritt		

Eine Übersicht der Zeitvariablen findet sich in Tabelle 2.5. Dort ist auch die Berechnung der einzelnen Variablen angegeben. Die Berechnung des Tages des jeweiligen Monats basiert auf einem Ansatz von [STUFF & DALE \(1973\)](#). Die Berechnung der relativen Tageslänge wird im nachfolgenden Unterkapitel beschrieben.

Relative Tageslänge

Innerhalb des Jahresverlaufes ändert sich aufgrund der Erdneigung die Tageslänge in abhängig des Breitengrades auf der Erde. Um die Transpiration der Entitäten des Modells berechnen zu können, ist es daher wichtig die genaue Bestrahlungsdauer eines Tages zu kennen, welche aus der relativen Tageslänge τ_d abgeleitet werden kann.

Zur Berechnung von τ_d wird der aktuelle Neigungswinkel der Sonne ($\phi_{sol-dec}$) und die Breite (ϕ_{lat}) benötigt. Der Neigungswinkel der Sonne wird nach einer Formel von [USHER \(1970\)](#) berechnet:

$$\begin{aligned}
 \phi_{sol-dec} = \frac{2\pi}{360} & (0,38092 - 0,76996 \cos \phi_{year} + 23,26500 \sin \phi_{year} \\
 & + 0,36958 \cos 2\phi_{year} + 0,10868 \sin 2\phi_{year} + 0,01834 \cos 3\phi_{year} \\
 & - 0,16650 \sin 3\phi_{year} - 0,00392 \cos 4\phi_{year} + 0,00072 \sin 4\phi_{year} \\
 & - 0,00051 \cos 5\phi_{year} + 0,00250 \sin 5\phi_{year} + 0,00442 \cos 6\phi_{year})
 \end{aligned} \tag{2.1.42}$$

Wobei ϕ_{year} ein Winkel ist, der die Zeit bevor/nach dem Äquinoktium (Tagundnachtgleiche) beschreibt. Die Formel für die Tageslänge lautet:

$$\tau_d = \frac{2 \cos^{-1} (-\tan \phi_{lat} \tan \phi_{sol-dec})}{2\pi} \quad (2.1.43)$$

Berechnung des Zeitschritts Δt

Standardmäßig ist der Berechnungszeitschritt auf zehn Minuten eingestellt. Es kann jedoch vorkommen, dass der relative Wassergehalt eines Individuums sich dem Maximum annähert. Der Zeitschritt wäre bei solchen Annäherungen zu hoch eingestellt, da bei der numerischen Berechnung relative Wassergehalte über dem Maximum entstehen könnten. Daher ist eine iterative Überprüfung des Zeitschrittes vonnöten. Hierfür wird eine boolesche Variable ($X_{i,\Delta t}$) eingesetzt (Siehe Formel 2.1.44). Zur Festlegung von $X_{i,\Delta t}$ wird eine vorgezogene Testberechnung des nächsten Rechenschrittes durchgeführt, ohne dass die Werte sich im Nachhinein synchronisieren.

$$X_{i,\Delta t} = \begin{cases} wahr, & \text{wenn } \Theta_i > 1 \\ falsch, & \text{wenn } \Theta_i \leq 1 \end{cases} \quad (2.1.44)$$

Sollte daher $X_{i,\Delta t}$ bei einem Individuum einen wahren Wert ergeben, dann wird Δt um 10 % reduziert (Siehe Formel 2.1.45). Anschließend wird eine erneute Prüfung des Zeitschritts durchgeführt. Dies wird so lange wiederholt, bis alle $X_{i,\Delta t}$ einen falschen Wert ergeben.

$$\begin{aligned} \text{für } (X_{i,\Delta t} = wahr) &\Rightarrow \Delta t = \Delta t * 0,9 \\ \text{für } (X_{i,\Delta t} = falsch) &\Rightarrow \Delta t = \Delta t \end{aligned} \quad (2.1.45)$$

2.2. Globale Sensitivitätsanalyse

Ein wichtiger Teil des iterativen Modellentwicklungsprozesses ist das Analysieren des Modellverhaltens. Für diese Analysen hat sich eine spezielle Methodik entwickelt, die *Design of Experiments* (DoE) genannt wird (Box et al. 1978; MONTGOMERY 1984; TAGUCHI 1986; ANDERSON & WHITCOMB 2000). Der Modellinput (alle Eingabeparameter) wird dabei mit Hilfe unterschiedlicher Strategien verändert, um dessen Auswirkungen auf die simulierten Werte zu untersuchen. So kann herausgefunden werden, welche Inputs einen signifikanten Einfluss auf den Output haben und daher von besonderer Bedeutung für die weitere Modellentwicklung und -anwendung sind. Diese Methodik kann sowohl für ein komplettes Modell als auch für Submodelle angewandt werden. Das Wassersubmodell von *oak-lay* ist

Teil des *Hurley-Pasture*-Modells (THORNLEY 1996; THORNLEY 1998), wurde in der Form aber bisher keiner globalen Sensitivitätsanalyse unterzogen. Da der Großteil der Parameter des gesamten Modells in das Wassermmodell einfließt, wurde es einer solchen Analyse unterzogen. Die Ergebnisse sollen Aufschlüsse für die Parametrisierung des Modells geben. Während in der Vergangenheit aufgrund der technisch begrenzten Rechenkapazität eine einfache lokale Sensitivitätsanalyse die bevorzugte Methode war, ist es nun in moderneren Zeiten möglich auch komplexere globale Sensitivitätsanalysen durchzuführen, die den kompletten Wertebereich von Input-variablen absuchen können und damit in der Lage sind lokale Maxima oder Minima zu identifizieren. Für die Methode der Wertewahl wird auf die unterschiedlichen Möglichkeiten des DoE zurückgegriffen. Für die Analyse der Sensitivität des Wassersubmodells wurde die Methode des *Morris Screening* ausgewählt (MORRIS 1991; SALTELLI et al. 2004).

2.2.1. Morris-Screening

Diese Methode wird auch die *elementary effects* Methode genannt, welche es erlaubt, die wichtigen Faktoren eines Modells herauszufiltern. Ebenso kann diese Methode Faktoren herausfiltern, die in Interaktionen involviert sind. Sie basiert auf einem „one-at-a-time“ DoE und wird üblicherweise angewandt, wenn die Zahl von Parametern sehr groß ist. Bei dieser Methode wird in einem k -dimensionierten Parameterraum der Wertebereich eines jeden Parameters in diskrete Schritte p aufgeteilt. Anschließend werden für jeden Inputfaktor sogenannte *elementary effects* nach Formel 2.2.1 berechnet.

$$d_i(X) = \frac{Y(X_1, \dots, X_{i-1}, X_i + \Delta, X_{i+1}, \dots, X_k) - Y(X)}{\Delta} \quad (2.2.1)$$

Wobei $Y(X)$ der Modelloutput ist und X der k -dimensionale Vektor der Faktoren. Δ ist ein Schritt zwischen $1/(p-1)$ und $1 - 1/(p-1)$.

Um die Elementareffekte bewerten zu können, wird der Mittelwert der absoluten Elementareffekte μ_i^* und die Standardabweichung der Elementareffekte σ gebildet und gegeneinander aufgetragen. Der Mittelwert der absoluten Elementareffekte berechnet sich dabei nach folgender Formel:

$$\mu_i^* = \frac{1}{p} \sum_{j=1}^p |d_i(X^{(j)})| \quad (2.2.2)$$

Je höher der Mittelwert ausfällt, desto höher wird der Einfluss eines Faktors auf den Output eingestuft. Eine hohe Standardabweichung deutet auf einen Nicht-linearen Effekt des Faktors auf den Output oder auf eine hohe Interaktion mit anderen Faktoren. Berechnet wird diese nach Formel 2.2.3.

$$\sigma = \sqrt{\frac{1}{(p-1)} \sum_{j=1}^p (d_i(X^{(j)}) - \mu_i)^2} \quad (2.2.3)$$

Angemerkt sei, dass diese Standardabweichung nicht aus den absoluten Mittelwerten, sondern aus den normalisierten Mittelwerten der Elementareffekte gebildet wird.

2.2.2. Parametereinstellung

Für die Analyse des Wassersubmodells wurden nicht alle Parameter ausgewählt, da es auch einige Parameter gibt, die aufgrund der physiologischen und physikalischen Eigenschaften unbedingt als konstant einzustufen sind. Die ausgewählten Parameter, ihre Startwerte und Wertebereiche sind Tabelle 2.6 zu entnehmen. Die Wertebereiche mit einem Maximalwert von 1 sind Parametern zuzuordnen, die Anteile beschreiben. Eine Überschreitung eines vollen Anteils ist daher nicht vorgesehen. Die Werte werden zusätzlich nicht mit einer 0 versehen, da dies zu Teilungsfehlern in der Berechnung führen kann. Eine Besonderheit stellen hier die Parameter $\theta_{gs,min}$ und $\theta_{gs,max}$ dar. Beide Parameter beschreiben Grenzwerte für den Öffnungsgrad der Stomata dar. Eine Überschneidung der Werte ist daher unplausibel und würde zu Fehlermeldungen im Modell führen. Die Werte für $c_{r,leaf}$ und χ_{leaf} wurden auf einen Bereich eingegrenzt, der eine fehlerlose Durchführung der Analyse ermöglichte. Andere Parameter beruhen auf physiologischen Eigenschaften von Pflanzen. Die Wertebereiche können hier durch Literaturangaben bestimmt werden. So entstammt der festgesetzte Wertebereich für die Zellwandrigidität (ϵ) JONES (2014). Für die maximale Leitfähigkeit der Stomata ($g_{s,max}$) konnten unterschiedliche Werte recherchiert werden. Bei JONES (2014) wird von einem Bereich 0,002 bis 0,008 $m s^{-1}$ für C3 Gräser gesprochen. Bei KELLIHER et al. (1995) wird für natürliche Vegetation ein Wertebereich von 0,006 bis 0,012 $m s^{-1}$ angegeben. Für die Sensitivitätsanalyse wurden aus beiden Quellen der kleinste und der größte Wert als Wertebereich angenommen. Der Wertebereich für μ_s stammt aus MARON & PRUTTON (1965), wurde allerdings angepasst, da es zu Fehlermeldungen kam.

Zu den sonstigen Parametern ist leider nicht viel bekannt. Der Parameter $c_{W,so-rs}$ wird bei THORNLEY (1998) als Skalierungsparameter für die Resistenz zwischen Boden und Wurzel angegeben. Abgesehen von einem Initialwert konnte kein Wertebereich recherchiert werden.

Tabelle 2.6.: Input-Parameter, deren Ausgangswerte und Wertebereich für die Durchführung eines Morris Screening (Globale Sensitivitätsanalyse)

Parameterart	Parameter	Eingangswert	Wertebereich	
Relative Parameter	$c_{\psi,pr}$	0,2	0,01	1
	$\theta_{gs,min}$	0,65	0,45	0,65
	$\theta_{gs,max}$	0,85	0,66	1
	$f_{S,os-ac}$	1	0,01	1
	k_{can}	0,5	0,01	1
	$c_{r,leaf}$	0,15	0	0,3
	χ_{leaf}	0,1	0	0,3
Physiologische Parameter	ϵ	$2 * 10^6$	$1 * 10^6$	$5 * 10^7$
	μ_s	20	10	30
	gs_{max}	0,005	0,002	0,012
Sonstige Parameter	$c_{W,so-rs}$	8	1	50
	$K_{W,rs-rt}$	0,77	0,4	0,9
	ζ_{heat}	0,026	0,001	0,03
	ζ_{mntm}	0,13	0,001	0,5

Ähnliches gilt für den Parameter $K_{W,rs-rt}$ und die Parameter ζ_{heat} und ζ_{mntm} . Dieser wird kaum beschrieben. Die Wertebereiche sind hier geschätzt und beruhen auf Erfahrungen bei der Implementierung des Submodells.

Die festgelegte Schrittzahl für dieses Experiment wurde auf 5000 festgelegt, da wiederholte Experimente mit kleineren Schritten sehr unterschiedliche Ergebnisse hervor brachten. Als Output wurde der letzte Wasserfluss, die Transpiration festgelegt, da alle beinhalteten Parameter Einfluss auf die Transpiration ausüben. Gemessen wurde dabei die Summe der Transpiration über zwei Tage.

2.3. \mathcal{O} -Notation

2.3.1. Grundlagen

Der Rechenaufwand des Modells für die Zahl der Individuen soll über die sogenannten Landau-Symbole beschrieben werden. Diese werden in der Informatik verwendet, um das asymptotische Verhalten von Funktionen zu beschreiben (LANDAU 1909). Für die Bewertung eines Algorithmus wird die Zeitkomplexität betrachtet. Dabei handelt es sich um eine Funktion $T(n)$, welche in Abhängigkeit zu einer Problemgröße n definiert wird. Diese Funktion nimmt Werte an, die die Laufzeit des Algorithmus bei zunehmender Problemgröße beschreiben. Die sogenannte \mathcal{O} -Notation gibt nun die Größenordnung der Komplexität

wieder, also ob die Funktion zum Beispiel linear, quadratisch oder exponentiell wächst. Das heißt, dass die \mathcal{O} -Notation $\mathcal{O}(f(n))$ unter anderem auch die Funktion $T(n)$ enthält und somit eine Menge von Funktionen darstellt. Der Ausdruck $T(n) \in \mathcal{O}(f(n))$ wird daher verwendet, um zu beschreiben, dass eine Zeitkomplexität $T(n)$ höchstens so schnell wächst wie $f(n)$. Die Größenordnung wird in Form einer Komplexitätsklasse angegeben. Um diese zu bezeichnen, wird immer die einfachste Funktion angegeben, die geeignet ist, die jeweilige Komplexitätsklasse zu repräsentieren. Ein Algorithmus mit der Zeitkomplexität $T(n) = n^2$ kann theoretisch durch die \mathcal{O} -Notation $T(n) \in \mathcal{O}(n^6)$ beschrieben werden, da die Komplexität der Funktion $T(n)$ in der Menge $\mathcal{O}(n^6)$ enthalten ist. Das macht aber wenig Sinn und mindert die Aussagekraft der Zeitkomplexität von $T(n)$ in der \mathcal{O} -Notation. Ziel sollte es daher sein, die Größenordnung zu ermitteln, zu der die Funktion $T(n)$ am nächsten kommt (In diesem Beispiel $T(n) \in \mathcal{O}(n^2)$).

2.3.2. Versuchsaufbau

Zur Festlegung der Landau-Symbole wurden zwei Simulationsexperimente durchgeführt, die sehr simpel gehalten wurden. Im ersten Experiment (A) wurde die Fläche von *oak-lay* auf einen m^2 festgesetzt und mit einer bestimmten Individuenzahl besetzt. Für einen festen Rechenschritt wurde dann die benötigte Rechenzeit über alle Prozeduren dokumentiert. Das Experiment wurde mit steigenden Individuenzahlen wiederholt. Eine Übersicht von Simulationsexperiment A ist in Tabelle 2.7 zu finden.

Tabelle 2.7.: Input und Output für die Simulationsexperimente A und B zur Analyse der Rechenzeit

Input	Experiment A	Experiment B
Fläche	1 m^2	1 m^2 ...1000 m^2
Individuenzahl/-dichte	1...300	10^6 ha^{-1}
Wiederholung pro Lauf		10
Dauer		1 Δt
Output	Rechenzeit [in ms]	

Beim zweiten Experiment (B) wurde die Fläche von *oak-lay* schrittweise erhöht. Die Individuendichte blieb konstant bei 10^6 ha^{-1} , so dass sich zwar die Gesamtindividuenzahl mit der Fläche erhöhte, aber die Dichte im Verhältnis zur Fläche konstant blieb.

Für die Durchführung der Simulationen wurde ein *i7-4790 Core*-Prozessor von *Intel* mit einem Takt von 3,6 GHz genutzt. Der Arbeitsspeicher des Rechners betrug 8,00 GB RAM. Das Betriebssystem war *Windows 10* in der 64-bit Variante.

3. Ergebnisse

3.1. Sensitivitätsanalyse

Die Ergebnisse zeigen, dass der Parameter, der die Druckkomponente des Pflanzenwasserpotentials beeinflusst, die höchsten Werte aufweist. Die weiteren wichtigen Parameter folgen erst nach einer kleinen Lücke. Bemerkenswert ist an dieser Stelle, dass die drei Parameter mit dem stärksten Einfluss in ihrer Berechnung alle unterschiedlich lokalisiert sind. Während $c_{\psi,pr}$ in der Berechnung für den Wassertransport innerhalb der Pflanze lokalisiert ist, sind $K_{W,rs-rt}$ und k_{can} in der Wasserflussberechnung für Boden/Wurzel und Transpiration angesiedelt.

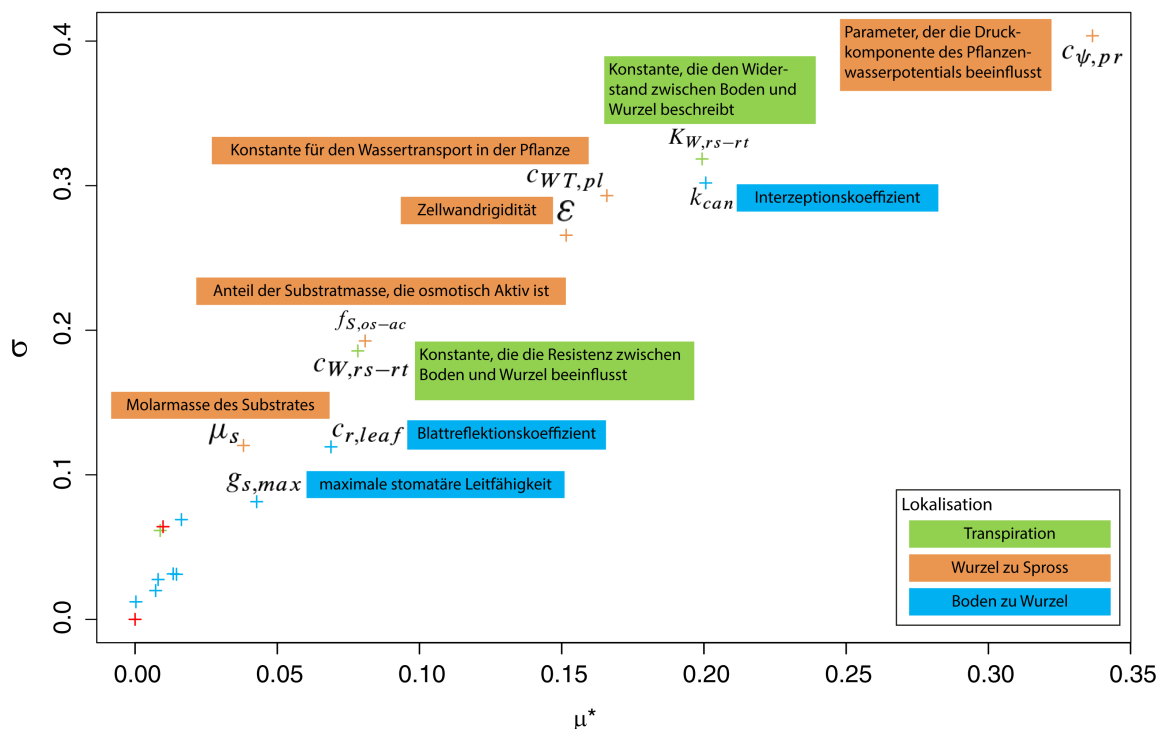


Abbildung 3.1.: Darstellung der Standardabweichung (σ) über den absoluten Mittelwerten (μ_i^*) der Elementareffekte eines *Morris-Screening* für die Parameter des Wasserhaushaltsmodells. Die farbigen Kästen beschreiben die einflussreichsten Parameter anhand ihrer Lokalisation in der Pflanze (Siehe Legende).

Von den wichtigsten fünf Parametern werden zwei durch physiologische Vorgaben gesetzt, die spezies-spezifisch sind: k_{can} und ϵ . Die weiteren Parameter sind für eine sinnvolle Anpassung gedacht, um unlogische Wasserflussmuster zu eliminieren. Dies spiegelt auch die Angaben von THORNLEY (1998) wieder, der die wichtigsten Parameter als solche angibt. Etwas überraschend wenig Einfluss hat nach dieser Analyse die maximale stomatäre Leitfähigkeit g_s . Das könnte damit zusammenhängen, dass bei unterschiedlichen Parameter-einstellungen der Wassergehalt einer Pflanze soweit variieren kann, dass die maximale stomatäre Leitfähigkeit in vielen Simulationen nicht abgerufen werden kann, da die nötigen Voraussetzungen hierfür nicht vorlagen. Die stomatäre Leitfähigkeit wird bei bestimmten Wassergehalten auf ein Minimum gesetzt und kann daher wenig Einfluss haben.

Diverse Versuche mit dem Modell haben gezeigt, dass die Interaktion zwischen den Parametern eine wichtige Rolle spielt. Wird beispielsweise die Zellwandrigidität verändert, so muss man auch $c_{\psi,pr}$ anpassen, um plausible Ergebnisse zu erhalten. Bei der Parametrisierung wurde daher ein Augenmerk auf diese Phänomene gelegt. Die Analyse bietet wichtige Erkenntnisse hierfür.

3.2. \mathcal{O} -Notation

Die Ergebnisse der Simulationsexperimente bezüglich der Rechenzeit sind in Abbildung 3.2 dargestellt. Für die Beschreibung der \mathcal{O} -Notation wurde in beiden Experimenten die Notation aufgeteilt. Während sich sowohl bei niedriger Individuenzahl als auch bei geringer Flächengröße der Rechenzeitzuwachs linear verhält, wurde bei höheren Werten ein exponentielles Wachstum festgestellt. Begründet durch das rasche Wachstum konnten keine Experimente mit höheren Werten durchgeführt werden.

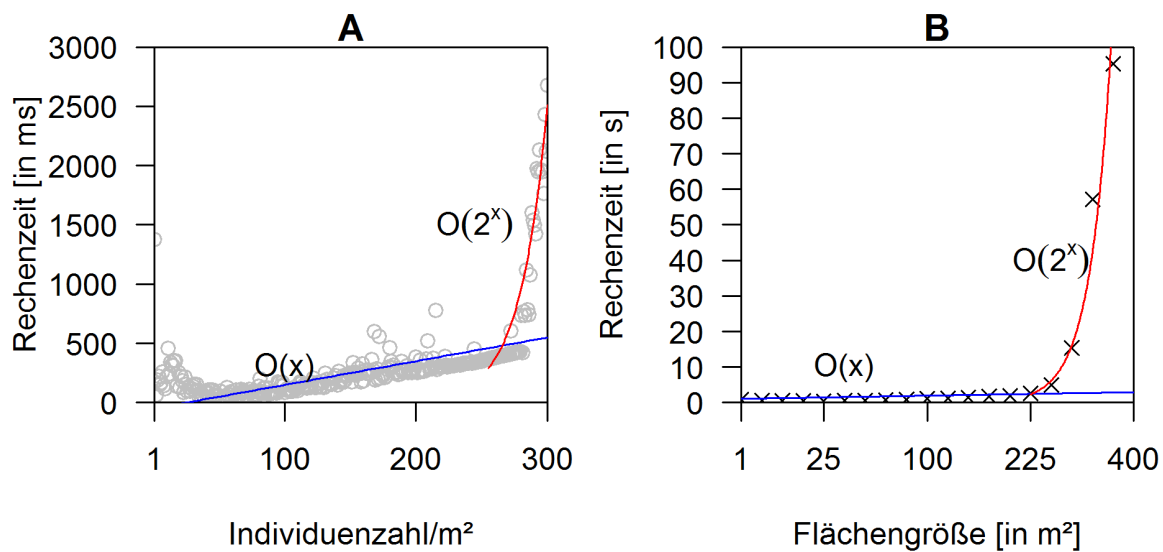


Abbildung 3.2.: Darstellung der benötigten Rechenzeit für einen Rechenschritt über der Individuenzahl (A) und der Flächengröße (B). Die blaue und rote Linie zeigen die angelegte \mathcal{O} -Notation für lineares ($\mathcal{O}(x)$) und exponentielles ($\mathcal{O}(2^x)$) Verhalten. Das linke Diagramm zeigt die Rechenzeit [in ms] über der Individuenzahl (graue Kreise) und das rechte Diagramm die Rechenzeit [in s] über der Flächengröße.

Es zeigt sich in Abbildung 3.2, dass bereits ab einer geringen Flächengröße von 225 m² die Rechenzeit stark steigt. An dieser Stelle sei erwähnt, dass die Rechenzeit für das rechte Diagramm in Sekunden angegeben ist. Auffällig ist auch, dass die Interaktion zwischen den Individuen ein wichtiger Faktor für das Rechenverhalten von *oak-lay* zu sein scheint. Obwohl beispielsweise in Experiment B bei einer Flächengröße von 100 m² insgesamt 10.000 Individuen erzeugt wurden, verhält sich die Rechenzeit vergleichsweise niedrig unter 5 Sekunden. In Experiment A wurde dagegen bereits bei 300 Individuen eine Rechenzeit von knapp 3 Sekunden erreicht. Der Unterschied bei beiden Experimenten besteht bei der Zahl der Individuen, die miteinander interagieren.

4. Diskussion

In dieser Arbeit wurde *oak-lay* vorgestellt. Es handelt sich dabei um ein neues, räumlich explizites Hybridmodell, das erstmalig einen Fokus auf die Modellierung von Verjüngung legt. Es kombiniert erfolgreich individuen-basierte mit prozess-basierten Modellierungsansätzen. Das Modell berücksichtigt die Entitätengruppen Jungwuchs, Altbestand (Derbholzbestand) und Begleitvegetation, wobei Jungwuchs und Begleitvegetation mit einem physiologischen Wasserhaushaltssubmodell hinterlegt sind. Das Modell wurde erfolgreich implementiert und im Rahmen dieser Studie getestet. Der Hauptfokus der Tests lag dabei auf einer globalen Sensitivitätsanalyse des Wassersubmodells und einer Analyse zur Rechenzeit. Zusätzlich wurden kleinere Testläufe bezüglich der technischen Fehlerbeseitigung und konkurrenzbedingten Selbstdifferenzierung durchgeführt, auf die in dieser Diskussion kurz eingegangen wird.

Über die technischen Besonderheiten hinaus, die zweifellos den Schwerpunkt dieser Studie ausmachen, soll an dieser Stelle auch noch über einige inhaltliche Punkte bezüglich der Einordnung von *oak-lay* in die Verjüngungsmodellierung eingegangen werden. Dafür finden sich in [AMMER et al. \(2004\)](#) fünf waldbauliche Anforderungspunkte, die ein Verjüngungsmodell erfüllen muss:

1. Populationsbiologische Aussagefähigkeit und Konsistenz (aut- und synökologisch),
2. Eignung für Naturverjüngung, Saat und Pflanzung,
3. Adaptierbarkeit für eine Vielzahl von Baumarten und Umweltbedingungen,
4. Sensitivität für waldbaulich relevante Manipulationsmöglichkeiten und
5. Bieten von Schnittstellen für Modelle anderer Sichten (Waldwachstumskunde, Genetik etc.).

Die Anforderung des 1. Punktes soll sicherstellen, dass eine populationsbiologische Aussagefähigkeit gegeben sei. Aus autökologischer Sicht geht es dabei um die Ausprägung der Lebenszyklusphasen innerhalb des Verjüngungsprozesses. In jeder Phase kommt es

allerdings auch zu Wechselwirkungen mit der biotischen und abiotischen Umwelt, welche die Aussagefähigkeit aus synökologischen Gesichtspunkten beeinflussen. Die Entität des Jungwuchses in *oak-lay* ist in der Etablierungsphase einzuordnen. Die weiteren Phasen des Lebenszyklus werden nicht explizit berücksichtigt. Jedoch bildet der Ausgangspunkt der vorhergegangenen Phase zur Etablierungsphase den theoretischen Initialisierungszustand von Simulationsläufen. Das Modell bringt daher eine grundsätzliche Möglichkeit zur Erweiterung mit, die eine Verbesserung der autökologischen Aussagefähigkeit bewirken kann. Innerhalb der hier modellierten Etablierungsphase erfüllt das Modell die Anforderungen an die Synökologie. Nicht nur die explizite Berücksichtigung der abiotischen Umwelt trägt dazu bei, sondern auch die inter- und intraspezifischen Konkurrenzprozesse, die in diesem Modell nicht ausschließlich phenomenologisch, sondern insbesondere auch physiologisch beschrieben werden. Die umfangreichen Möglichkeiten der Parametereinstellung der verschiedenen Entitäten ermöglichen ebenso die Umsetzung verschiedener Hierarchiestufen der Konkurrenz. Damit erfüllt das Modell auch automatisch den 3. Punkt der Anforderungen. Für diesen Punkt kommt hinzu, dass die verschiedenen Prozesse im *oak-lay* modular aufgebaut sind. Das heißt, dass einzelne Submodelle austauschbar oder variabel sind. Beispielsweise kann die Wachstumsfunktion beliebig ausgetauscht werden. Durch die räumlich explizite Darstellung des Jungwuchses im *oak-lay* wird der 2. Punkt allerdings nur teilweise erfüllt. Während Naturverjüngung und Pflanzung sich lediglich in der Dichte, räumlichen Anordnung und der Varianz von Initialzuständen der Zustandsvariablen unterscheiden und damit problemlos vom Modell berücksichtigt werden können, ist die Berücksichtigung von Saat nicht ohne Vorschaltung weiterer Submodelle möglich, da diese in einer früheren Phase des Lebenszyklus ansetzt. Eine Erweiterung von individuen-basierten Verjüngungsmodellen durch derartige Submodelle ist aber grundsätzlich möglich. Insgesamt kann an dieser Stelle die gute Eignung von individuen-basierten Modellen für die Verjüngungsmodellierung hervorgehoben werden. Die explizite Berücksichtigung einzelner Individuen machen IBMs deutlich flexibler gegenüber statistischen Modellen, die ihren Fokus auf bestandesbeschreibende Variablen setzen. Die explizite Darstellung der Individuen ermöglicht deshalb auch die grundsätzliche Erfüllung der Punkte 4 und 5.

Da bei der Entwicklung von *oak-lay* Ansätze verschiedener Modelle genutzt wurden, soll nicht unerwähnt bleiben, dass die einzelnen Elemente bei der Neuimplementierung für *oak-lay* auf eventuelle Fehler überprüft wurden. So konnte beispielsweise für das Wasser-submodell eine lauffähige Version des *Hurley-Pasture* von [THORNLEY \(1998\)](#) genutzt werden, um die komplexe Rechenabfolge zu überprüfen und abzugleichen.

Zur Identifizierung von Artefakten wurde die Oberfläche des Modells mit umfangreichen Möglichkeiten zur visuellen Darstellung ausgestattet. Dabei wurde großer Wert darauf gelegt eventuell untypische Muster zu identifizieren und zu eliminieren. So zeigte eine Testreihe für die Darstellung der Selbstdifferenzierungstrajektorie ($\ln \text{Individuendichte}$ über $\ln \text{Biomasse}$) einen empirischen Wert des Exponenten, der im Bereich der bekannten theoretischen Exponenten $-4/3$ (WHITE 1981; ENQUIST et al. 1998; ENQUIST & NIKLAS 2001) und $-3/2$ (YODA 1963) liegt. Die Intention des Tests lag dabei nicht auf der Zuordnung der Selbstdifferenzierung des Modells zu einem bestimmten der beiden Gesetze, sondern darin eine grundsätzliche Tendenz festzustellen. Die Konkurrenzberechnung ist in *oak-lay* vergleichsweise komplex und verfolgt einen komplett neuen Ansatz, weshalb ein solcher Test unumgänglich war. Jedenfalls konnte eine solche Tendenz festgestellt werden. Allerdings zeigte sich bei dem Test, dass die Selbstdifferenzierung zum Teil sehr sensibel auf Änderungen der Parametereinstellungen reagierte. Die Interaktion damals noch unbekannter Parameter mit Zustandsvariablen des Wasserhaushaltsmodells bewirkte sehr hohe Wasserflüsse, die durch den Berechnungsalgorithmus von Δt nicht abgefangen werden konnten. Die Folge war eine Endlosschleife, die nur manuell abgebrochen werden konnte. Um dieses Verhalten zu analysieren, wurde daher eine globale Sensitivitätsanalyse für das Wasserhaushaltsmodell ausgewählt, da die verursachenden Parameter in diesem Submodell ausgemacht werden konnten.

Eine globale Sensitivitätsanalyse untersucht das Modellverhalten bei unterschiedlichen Parametereinstellungen. Während bei lokalen Sensitivitätsanalysen der Einfluss einer bestimmten Veränderung eines Parameters auf das Modell geprüft wird, überprüft eine globale Sensitivitätsanalyse mehrerer Parameter über den gesamten eigenen Wertebereich (SALTELLI et al. 2004). Dieses Verfahren bringt den Vorteil mit sich, dass auch Interaktionen zwischen Parametern identifiziert werden können. Da besonders Probleme im Zusammenhang mit der Interaktion bestimmter Parameter auftauchten, kann hier die globale Sensitivitätsanalyse als geeignetes Instrument angesehen werden. Das ausgewählte *Morris-Screening* (MORRIS 1991) ist ein bekanntes Verfahren für eine globale Sensitivitätsanalyse, um das Verhalten einzelner Parameter und die Interaktion zu testen. Es kann daher für die Fragestellung als geeignet angesehen werden. Weitere Verfahren legen zwar auch ihren Schwerpunkt auf die Identifizierung von Interaktionen und können teilweise einen höheren Informationsgehalt aufweisen. Dazu gehören die Methoden des Teilfaktorplans (Engl.: *Fractional Factorial Design*), der vollständigen Versuchsplanung (Engl.: *Full Factorial Design*) oder der *Response Surface Methodology* (BOX et al. 2005). Allerdings sind diese in der Regel nicht für eine so hohe Parameterzahl ausgelegt, wie es in dieser Studie der Fall war (SALTELLI et al. 2004).

Die Ergebnisse des *Morris-Screening* zeigen die Parameter auf, die einerseits einen hohen Einfluss auf den Modelloutput haben und andererseits miteinander interagieren. Dabei ist festzustellen, dass ein höherer Einfluss auf den Modelloutput auch eine höhere Interaktionsfreude der Parameter zeigt. Aus der Analyse geht allerdings nicht hervor, wie stark der Einfluss und die Interaktion tatsächlich sind. Allerdings können wir aus den bisherigen Erfahrungen im Umgang mit dem *oak-lay* schließen, dass die Einfluss- und Interaktionsstärke durchaus beachtlich ist, so dass bei zukünftiger Parametrisierung des Modells ein Augenmerk auf diese Parameter gesetzt werden sollte.

Ein weiterer beachtenswerter Punkt von *oak-lay* sind die Verknüpfungspunkte der verschiedenen Ansätze, die für die Umsetzung genutzt wurden. Dies betrifft insbesondere das Wassermodell. Das *Hurley-Pasture* von THORNLEY (1998) ist ein Differentialgleichungsmodell, das neben dem Stofffluss von Wasser auch die Stoffflüsse von Kohlenstoff, Phosphor und Stickstoff beschreibt. Dabei finden wiederholt Rückkopplungen statt, da beispielsweise Wasserflüsse auf Basis der Biomasse berechnet werden, welche wiederum durch den weiteren Stoffgehalt berechnet wird. Dieser ist wiederum von der Transpiration abhängig, welche Teil des Wassermodells ist. Für *oak-lay* mussten daher an geeigneter Stelle Schnittpunkte gesetzt werden, um das Wassermodell aus diesem Konstrukt herauslösen zu können. Für die beispielgebende Biomasse wurden in *oak-lay* anstatt der weiteren Stoffflussberechnung allometrische Funktionen gesetzt, die die Biomasse aus der Höhe ableiten (ANNIGHÖFER et al. 2016). Auch die Zustandsvariablen bezüglich der Wurzeln wurden auf eine ähnliche Weise berechnet. Die hierfür verwendeten statistischen Modelle stellen dabei nicht die Optimallösung dar, da diese Modelle aus einem anderen wissenschaftlichen Kontext heraus entwickelt wurden und die Gültigkeit daher nicht unbedingt gegeben ist. Für künftige Weiterentwicklungen von *oak-lay* sollte daher ein Fokus auf diesen Schnittstellen liegen. Dabei sollte aber eine grundsätzlich simple Grundstruktur verfolgt werden. Der Vorteil der verwendeten allometrischen Funktionen liegt in der geringen Parameterzahl, was bei der ohnehin schon sehr hohen Parameterzahl des *oak-lay* wünschenswert ist.

Die Simulationsexperimente bezüglich der Beschreibung der Rechenzeit haben aufgezeigt, dass die Rechenzeit in beiden Fällen exponentiell ansteigt. Dies bedeutet, dass bei besonders hohen räumlichen oder dichtespezifischen Auflösungen die Nutzung des Modells nur unter Einkalkulierung von sehr hohen Rechenzeiten möglich ist. Die Ursache ist hier in der Findung des Wertes für den Zeitschritt Δt zu vermuten. Im aktuellen Ansatz wird der Zeitschritt iterativ verkleinert bis das schwächste Glied in der Kette keine Fehlermeldung zurückgibt. Die Prüfung auf Nutzbarkeit der jeweiligen Zeitschritte erfordert einen jeweils einmaligen Rechendurchlauf des Wassersubmodells. Eine Anpassung von Δt fin-

det insbesondere dann statt, wenn sich dem Minimum oder Maximum annähert. Je höher die Individuenzahl, desto wahrscheinlicher ist daher eine Anpassung von Δt . Dies lässt sich in einem solchen Hybridmodell vermutlich nicht ändern. Es ist daher für künftige Entwicklungen umso wichtiger, dass geeignetere Verfahren zur näherungsweisen Lösung von Anfangswertproblemen analysiert werden sollten. Mögliche Lösungen wären hier die Anwendung von *Runge-Kutta*-Verfahren ([RUNGE 1895](#); [HEUN 1900](#); [KUTTA 1901](#)).

Ein letzter erwähnenswerter Punkt von *oak-lay* ist die Möglichkeit der Mortalitätsbeschreibung von Jungwuchs über das Druckpotential. In der individuen-basierten Modellierung von Waldbeständen hat sich eine Kombination von intrinsischer Mortalität über das Alter ([HARCOMBE 1987](#)) und durch konkurrenzbedingte Zuwachseinbußen ausgelöste Mortalität ([WARING 1987](#)) etabliert. Der physiologische Mortalitätsansatz von *oak-lay* sollte daher näher analysiert werden.

Literatur

- ALLEN, R. G. (1998). Crop Evapotranspiration. Guidelines for computing crop water requirements. Bd. 56. FAO irrigation and drainage paper. Rom: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 300 S.
- AMMER, C. (2000). Untersuchungen zum Einfluss von Fichtenaltbeständen auf die Entwicklung junger Buchen. Aachen: Shaker. 185 S.
- AMMER, C., BRANG, P., KNOKE, T. & WAGNER, S. (2004). Methoden zur waldbaulichen Untersuchung von Jungwüchsen. In: *Forstarchiv* 75 (3), S. 83–110.
- ANDERSON, M. J. & WHITCOMB, P. J. (2000). DOE Simplified. Practical Tools for Effective Experimentation. Portland, Or.: Productivity. 236 S. DOI: <https://doi.org/10.1201/b18479>.
- ANNIGHÖFER, P., AMEZTEGUI, A., AMMER, C., BALANDIER, P., BARTSCH, N., BOLTE, A., COLL, L., COLLET, C., EWALD, J., FRISCHBIER, N., GEBEREYESUS, T., HAASE, J., HAMM, T., HIRSCHFELDER, B., HUTH, F., KÄNDLER, G., KAHL, A., KAWALETZ, H., KÜHNE, C., LACOINTE, A., LIN, N., LÖF, M., MALAGOLI, P., MARQUIER, A., MÜLLER, S., PROMBERGER, S., PROVENDIER, D., RÖHLE, H., SATHORNKICH, J., SCHALL, P., SCHERER-LORENZEN, M., SCHRÖDER, J., SEELE, C., WEIDIG, J., WIRTH, C., WOLF, H., WOLLMERSTÄDT, J. & MUND, M. (2016). Species-Specific and Generic Biomass Equations for Seedlings and Saplings of European Tree Species. In: *European Journal of Forest Research* 135 (2), S. 313–329. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10342-016-0937-z>.
- ANNIGHÖFER, P., BECKSCHÄFER, P., VOR, T., AMMER, C. & ZANG, R. (2015). Regeneration Patterns of European Oak Species (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus robur* L.) in Dependence of Environment and Neighborhood. In: *PLOS ONE* 10 (8), e0134935. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134935>.
- BARTELINK, H. H. & MOHREN, G. M. J. (2004). Modelling at the Interface Between Scientific Knowledge and Management Issues. In: *Towards the Sustainable Use of Europe's Forests. Forest Ecosystem and Landscape Research: Scientific Challenges and Opportunities*. Hrsg. von ANDERSSON, F., BIROT, Y. & PÄIVINEN, R. EFI Proceedings 49. Joensuu: European Forest Institute, S. 21–30.
- BATTAGLIA, M. & SANDS, P. J. (1998). Process-Based Forest Productivity Models and their Application in Forest Management. In: *Forest Ecology and Management* 102 (1), S. 13–32. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00112-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00112-6).
- BEER, A. (1852). Bestimmung der Absorption des rothen Lichts in farbigen Flüssigkeiten. In: *Annalen der Physik und Chemie* 162 (5), S. 78–88. DOI: <https://doi.org/10.1002/andp.18521620505>.

- BERGER, U. & HILDENBRANDT, H. (2000). A new approach to spatially explicit modelling of forest dynamics. Spacing, ageing and neighbourhood competition of mangrove trees. In: *Ecological Modelling* 132 (3), S. 287–302. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00298-2](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00298-2).
- BIBER, P. & HERLING, H. (2002). Modellierung der Verjüngungsdynamik als Bestandteil von einzelbaumorientierten Waldwachstumssimulatoren. In: *Deutscher Verband Forstlicher Versuchsanstalten. Sektion Ertragskunde. Jahrestagung 2002* (Schwarzburg, 13.–15. Mai 2002). Hrsg. von KENK, G. Deutscher Verband Forstlicher Versuchsanstalten, S. 194–216.
- BÖCKMANN, T., HANSEN, J., HAUSKELLER-BULLERJAHN, K., JENSEN, T., NAGEL, J., NAGEL, R.-V., OVERBECK, M., PAMPE, A., PETERIT-BITTER, A., SCHMIDT, M., SCHRÖDER, M., SCHULZ, C., SPELLMANN, H., STÜBER, V., SUTMÖLLER, J. & WOLLBORN, P. (2019). Klimaanangepasste Baumartenwahl in den Niedersächsischen Landesforsten. Hrsg. von NIEDERSÄCHSISCHE LANDESFORSTEN & NORDWESTDEUTSCHE FORSTLICHE VERSUCHSANSTALT. Braunschweig und Göttingen.
- BOHN, F. J., FRANK, K. & HUTH, A. (2014). Of climate and its resulting tree growth. Simulating the productivity of temperate forests. In: *Ecological Modelling* 278, S. 9–17. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.01.021>.
- BOSSEL, H. (1996). treedyn3 forest simulation model. In: *Ecological Modelling* 90 (3), S. 187–227. DOI: [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(95\)00139-5](https://doi.org/10.1016/0304-3800(95)00139-5).
- BÖTTCHER, F. & SCHMIDT, M. (2019). Der Boden aus Sicht der Agrarmeteorologie – Bodentemperatur und Bodenwasserhaushalt. Hrsg. von BUNDESMINISTERIUM FÜR ERNÄHRUNG UND LANDWIRTSCHAFT. URL: https://www.bmel.de/DE/Landwirtschaft/Pflanzenbau/Boden/_Texte/TdW_Agrarmeteorologie.html (besucht am 19. 11. 2019).
- BOX, G. E. P., HUNTER, J. S. & HUNTER, W. G. (2005). Statistics for experimenters. Design, innovation, and discovery. 2. Aufl. Wiley series in probability and statistics. Hoboken, N.J.: John Wiley & Sons. 653 S.
- BOX, G. E. P., HUNTER, W. G. & HUNTER, J. S. (1978). Statistics for experimenters. An introduction to design, data analysis, and model building. Wiley series in probability and mathematical statistics. New York: John Wiley & Sons. xviii, 653.
- BRAND, S. (2005). Modellierung des Jugendwachstums der Eiche im Voranbau unter Kiefernschirm. Institut für Waldwachstum und Holzmesskunde. Diplomarbeit. Dresden: Technische Universität Dresden.
- BRUNNER, A. (2004). Regenerator. a forest regeneration model. Hrsg. von DANISH FOREST AND LANDSCAPE RESEARCH INSTITUTE. Horsholm.
- BUGMANN, H. (1996). A Simplified Forest Model to Study Species Composition Along Climate Gradients. In: *Ecology* 77 (7), S. 2055–2074. DOI: <https://doi.org/10.2307/2265700>.
- CHAVE, J. (1999). Study of structural, successional and spatial patterns in tropical rain forests using TROLL, a spatially explicit forest model. In: *Ecological Modelling* 124 (2-3), S. 233–254. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(99\)00171-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(99)00171-4).
- ENQUIST, B. J., BROWN, J. H. & WEST, G. B. (1998). Allometric scaling of plant energetics and population density. In: *Nature* 395 (6698), S. 163–165. DOI: <https://doi.org/10.1038/25977>.

- ENQUIST, B. J. & NIKLAS, K. J. (2001). Invariant scaling relations across tree-dominated communities. In: *Nature* 410 (6829), S. 655–660. DOI: <https://doi.org/10.1038/35070500>.
- FONTES, L., BONTEMPS, J.-D., BUGMANN, H., OIJEN, M. v., GRACIA, C., KRAMER, K., LINDNER, M., RÖTZER, T. & SKOVSGAARD, J. P. (2010). Models for supporting forest management in a changing environment. In: *Forest Systems* 19 (Specia), S. 8–29. DOI: <https://doi.org/10.5424/fs/201019s-9315>.
- GOLSER, M. & HASENAUER, H. (1997). Predicting juvenile tree height growth in uneven-aged mixed species stands in Austria. In: *Forest Ecology and Management* 97 (2), S. 133–146. DOI: [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(97\)00094-7](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(97)00094-7).
- GRIER, C. G. & RUNNING, S. W. (1977). Leaf Area of Mature Northwestern Coniferous Forests: Relation to Site Water Balance. In: *Ecology* 58 (4), S. 893–899. DOI: <https://doi.org/10.2307/1936225>. URL: <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.2307/1936225>.
- GRIMM, V., BERGER, U., BASTIANSEN, F., ELIASSEN, S., GINOT, V., GISKE, J., GOSS-CUSTARD, J., GRAND, T., HEINZ, S., HUSE, G., HUTH, A., JEPSEN, J. U., JØRGENSEN, C., MOOIJ, W. M., MÜLLER, B., PE'ER, G., PIOUS, C., RAILSBACK, S. F., ROBBINS, A. M., ROBBINS, M. M., ROSSMANITH, E., RÜGER, N., STRAND, E., SOUISSI, S., STILLMAN, R. A., VABØ, R., VISSER, U. & DEANGELIS, D. L. (2006). A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. In: *Ecological Modelling* 198, S. 115–126. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.04.023>.
- GRIMM, V., BERGER, U., DEANGELIS, D. L., POLHILL, J. G., GISKE, J. & RAILSBACK, S. F. (2010). The ODD protocol. A review and first update. In: *Ecological Modelling* 221 (23), S. 2760–2768. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.08.019>.
- GRIMM, V. & RAILSBACK, S. F. (2013). Individual-based Modeling and Ecology. 1. Aufl. Princeton: Princeton University Press. 448 S. DOI: <https://doi.org/10.1515/9781400850624>.
- GRUETERS, U., SELTMANN, T., SCHMIDT, H., HORN, H., PRANCHAI, A., VOVIDES, A. G., PETERS, R., VOGT, J., DAHDOUNH-GUEBAS, F. & BERGER, U. (2014). The mangrove forest dynamics model mesoFON: Analyzing effects of local dispersal and crown plasticity on the fitness of plant functional types. In: *Ecological Modelling* 291, S. 28–41. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.07.014>.
- HAMKENS, H. (2013). Konkurrenz-Algorithmen für Individuen-basierte Waldwachstumsmodelle im Vergleich: Der „Field-Of-Neighbourhood“-Ansatz und der „Shot-Noise“-Ansatz am Beispiel der Schwarzen Mangrove (*Avicennia germinans* (L.)) Professur für forstliche Biometrie/Systemanalyse. Masterarbeit. Dresden: Technische Universität Dresden.
- HARCOMBE, P. A. (1987). Tree Life Tables. In: *BioScience* 37 (8), S. 557–568. DOI: <https://doi.org/10.2307/1310666>.
- HASENAUER, H. & KINDERMANN, G. (2002). Methods for assessing regeneration establishment and height growth in uneven-aged mixed species stands. In: *Forestry* 75 (4), S. 385–394. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestry/75.4.385>.
- HERLING, H. (2005). Integration von Verjüngung in Waldwachstumssimulatoren. Lehrstuhl für Waldwachstumskunde. Dissertationsschrift. München: Technische Universität München.

- HEUN, K. (1900). Neue Methoden zur approximativen Integration der Differentialgleichungen einer unabhängigen Veränderlichen. In: *Zeitschrift für Mathematik und Physik* 45, S. 23–38.
- IGBOANUGO, A. B. I. (1990). Effects of shading on shoot morphology, wood production and structure of *Quercus petraea* seedlings. In: *Forest Ecology and Management* 38 (1-2), S. 27–36. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(90\)90083-N](https://doi.org/10.1016/0378-1127(90)90083-N).
- JARVIS, P. G. (1964). The adaptability to light intensity of seedlings of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. In: *The Journal of Ecology* 52 (3), S. 545–571. DOI: <https://doi.org/10.2307/2257848>.
- JONES, H. G. (2014). *Plants and Microclimate. A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*. 3. Aufl. Cambridge: Cambridge University Press.
- KAMLER, J., DOBROVOLNÝ, L., DRIMAJ, J., KADAVÝ, J., KNEIFL, M., ADAMEC, Z., KNOTT, R., MARTINÍK, A., PLHAL, R., ZEMAN, J. & HRBEK, J. (2016). The Impact of Seed Predation and Browsing on Natural Sessile Oak Regeneration under Different Light Conditions in an Over-Aged Coppice Stand. In: *iForest - Biogeosciences and Forestry* 9 (4), S. 569. DOI: <https://doi.org/10.3832/for1835-009>.
- KELLIHER, F. M., LEUNING, R., RAUPACH & SCHULZE, E.-D. (1995). Maximum Conductances for Evaporation from Global Vegetation Types. In: *Agricultural and Forest Meteorology* 73 (1-2), S. 1–16. DOI: [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(94\)02178-m](https://doi.org/10.1016/0168-1923(94)02178-m).
- KELLOMÄKI, S. & VÄISÄNEN, H. (1991). Application of a Gap Model for the Simulation of Forest Ground Vegetation in Boreal Conditions. In: *Forest Ecology and Management* 42 (1-2), S. 35–47. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(91\)90063-2](https://doi.org/10.1016/0378-1127(91)90063-2).
- KINDERMANN, G., HASENAUER, H. & GASCH, J. (2002). Ankommen und Wachstum von Naturverjüngung in Mischbeständen. In: *Centralblatt für das gesamte Forstwesen* 119, S. 159–186.
- KUTTA, W. (1901). Beitrag zur näherungsweise Integration totaler Differentialgleichungen. Dissertationsschrift. München: Technische Hochschule München.
- LANDAU, E. (1909). *Handbuch der Lehre von der Verteilung der Primzahlen*. Leipzig und Berlin: B.G. Teubner. 412 S.
- LEAK, W. B. (1968). Birch regeneration: a stochastic model. Hrsg. von USDA FOREST SERVICE. Upper Darby.
- LEDERMANN, T. (2002). Ein Einwuchsmodell aus den Daten der österreichischen Waldinventur 1981–1996. In: *Centralblatt für das gesamte Forstwesen* 119 (1), S. 40–76.
- LIU, J. & ASHTON, P. S. (1998). FORMOSAIC. An individual-based spatially explicit model for simulating forest dynamics in landscape mosaics. In: *Ecological Modelling* 106 (2-3), S. 177–200. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(97\)00191-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(97)00191-9).
- MÄKELÄ, A., LANDSBERG, J., EK, A. R., BURK, T. E., TER-MIKAELIAN, M., AGREN, G. I., OLIVER, C. D. & PUTTONEN, P. (2000). Process-based models for forest ecosystem management: current state of the art and challenges for practical implementation. In: *Tree Physiology* 20 (5-6), S. 289–298. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/20.5-6.289>.
- MARON, S. H. & PRUTTON, C. F. (1965). *Principles of Physical Chemistry*. 4. Aufl. New Delhi: Oxford & IBH Publishing.

- MAYER, H. (1977). Waldbau auf soziologisch-ökologischer Grundlage. Stuttgart und New York: Gustav Fischer Verlag. XXI, 482.
- MONSERUD, R. A. (2003). Evaluating forest models in a sustainable forest management context. In: *Forest Biometry, Modelling and Information Science* 1, S. 35–47.
- MONSERUD, R. A. & EK, A. R. (1977). Prediction of understory tree height growth in northern hardwood stands. In: *Forest Science* 23 (3), S. 391–400.
- MONTEITH, J. L. (1965). Evaporation and environment. In: *Symposia of the Society for Experimental Biology* 19, S. 205–224.
- MONTGOMERY, D. C. (1984). Design and analysis of experiments. 2. Aufl. New York: John Wiley & Sons. xvi, 538.
- MORRIS, M. D. (1991). Factorial Sampling Plans for Preliminary Computational Experiments. In: *Technometrics* 33 (2), S. 161–174. DOI: <https://doi.org/10.1080/00401706.1991.10484804>.
- PENG, C., LIU, J., DANG, Q., APPS, M. J. & JIANG, H. (2002). TRIPLEX. A generic hybrid model for predicting forest growth and carbon and nitrogen dynamics. In: *Ecological Modelling* 153 (1-2), S. 109–130. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00505-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00505-1).
- PORTÉ, A. & BARTELINK, H. H. (2002). Modelling mixed forest growth. A review of models for forest management. In: *Ecological Modelling* 150 (1-2), S. 141–188. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00476-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00476-8).
- PRETZSCH, H. (2006). Biometrical Models as Tools for Forest Ecosystem Management. In: *Second International Symposium on Plant Growth Modeling and Applications*. International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (PMA) (Peking, 13.–17. Nov. 2006). Hrsg. von FOURCAUD, T. & ZHANG, X. IEEE, S. 209–215. DOI: <https://doi.org/10.1109/PMA.2006.16>.
- PUKKALA, T. & KOLSTRÖM, T. (1992). A stochastic spatial regeneration model for *Pinus sylvestris*. In: *Scandinavian Journal of Forest Research* 7 (1-4), S. 377–385. DOI: <https://doi.org/10.1080/02827589209382730>.
- ROBINSON, A. P. & EK, A. R. (2000). The consequences of hierarchy for modeling in forest ecosystems. In: *Canadian Journal of Forest Research* 30 (12), S. 1837–1846. DOI: <https://doi.org/10.1139/x00-117>.
- RUNGE, C. (1895). Über die numerische Auflösung von Differentialgleichungen. In: *Mathematische Annalen* 46 (2), S. 167–178.
- RUNNING, S. W. & COUGHLAN, J. C. (1988). A general model of forest ecosystem processes for regional applications I. Hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes. In: *Ecological Modelling* 42 (2), S. 125–154. DOI: [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(88\)90112-3](https://doi.org/10.1016/0304-3800(88)90112-3).
- SALTELLI, A., TARANTOLA, S., CAMPOLONGO, F. & RATTO, M. (2004). Sensitivity analysis in practice: a guide to assessing scientific models. Chichester, UK: John Wiley & Sons. 232 S. DOI: <https://doi.org/10.1002/0470870958>.
- SCHALL, P. (1998). Ein Ansatz zur Modellierung der Naturverjüngungsprozesse im Bergmischwald der östlichen Bayerischen Alpen. Lehrstuhl für Waldbau und Forsteinrichtung. Dissertationsschrift. Freising: Technische Universität München.

- SEIDL, R., LEXER, M. J., JAGER, D. & HONNINGER, K. (2005). Evaluating the accuracy and generality of a hybrid patch model. In: *Tree Physiology* 25 (7), S. 939–951. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/25.7.939>.
- SEIDL, R., RAMMER, W., SCHELLER, R. M. & SPIES, T. A. (2012). An individual-based process model to simulate landscape-scale forest ecosystem dynamics. In: *Ecological Modelling* 231, S. 87–100. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.02.015>.
- SHUGART, H. H., CROW, T. R. & HETT, J. M. (1973). Forest succession models: a rationale and methodology for modeling forest succession over large regions. In: *Forest Science* 19 (3), S. 203–212.
- STERBA, H., SCHWEIGER, J., GOLSER, M. & HASENAUER, H. (1997). Modelle für das Aufkommen und das Wachstum der Naturverjüngung. In: *Centralblatt für das gesamte Forstwesen* 114 (8), S. 11–33.
- STUFF, R. G. & DALE, R. F. (1973). A simple method of calendar conversion in computer applications. In: *Agricultural Meteorology* 12 (Supplement C), S. 441–442. DOI: [https://doi.org/10.1016/0002-1571\(73\)90036-8](https://doi.org/10.1016/0002-1571(73)90036-8). URL: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0002157173900368>.
- TAGUCHI, G. (1986). Introduction to quality engineering. Designing quality into products and processes. Tokyo: The Organization. vi, 191.
- THORNLEY, J. H. M. (1996). Modelling Water in Crops and Plant Ecosystems. In: *Annals of Botany* 77 (3), S. 261–275. DOI: <https://doi.org/10.1006/anbo.1996.0030>.
- (1998). Grassland Dynamics. An ecosystem simulation model. Oxon, New York: CAB International. XII, 241.
- URBAN, D. L., BONAN, G. B., SMITH, T. M. & SHUGART, H. H. (1991). Spatial applications of gap models. In: *Forest Ecology and Management* 42 (1-2), S. 95–110. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(91\)90067-6](https://doi.org/10.1016/0378-1127(91)90067-6).
- URBANSKA, K. M. (1992). Populationsbiologie der Pflanzen. Grundlagen, Probleme, Perspektiven. Bd. 1631. Uni-Taschenbücher. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. xii, 374.
- USHER, M. B. (1970). An algorithm for estimating the length and direction of shadows with reference to the shadows of shelter belts. In: *Journal of Applied Ecology* 7 (1), S. 141–145. DOI: <https://doi.org/10.2307/2401615>.
- WAGNER, S. (1999). Ökologische Untersuchungen zur Initialphase der Naturverjüngung in Eschen-Buchen-Mischbeständen. Frankfurt am Main: Sauerländer. 265 S.
- WARING, R. H. (1987). Characteristics of Trees Predisposed to Die. In: *BioScience* 37 (8), S. 569–574. DOI: <https://doi.org/10.2307/1310667>.
- WELANDER, N. T. & OTTOSSON, B. (2000). The influence of low light, drought and fertilization on transpiration and growth in young seedlings of *Quercus robur* L. In: *Forest Ecology and Management* 127 (1-3), S. 139–151. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00126-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00126-7).
- WHITE, J. (1981). The allometric interpretation of the self-thinning rule. In: *Journal of Theoretical Biology* 89 (3), S. 475–500. DOI: [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(81\)90363-5](https://doi.org/10.1016/0022-5193(81)90363-5).

YODA, K. (1963). Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions (Intraspecific competition among higher plants. XI). In: *Journal of Biology* 14, S. 107–129.

Teil III.

Physiologisch induzierte Mortalität von Kiefern-Jungwuchs unter Trockenstress

1. Einleitung

Das Verständnis der Komplexität von Waldökosystemen, die unter anderem durch Diversität, Nichtlinearität und Heterogenität in Zeit und Raum begründet wird (WU & MARCEAU 2002; CADENASSO et al. 2006), ist von wesentlichem Interesse für das Management dieser Systeme. Um den multifunktionalen Anforderungen an Waldökosysteme gerecht zu werden, spielen dabei Simulationsmodelle eine wichtige Rolle, da sie unter anderem in der Lage sind Vorhersagen zu treffen (WU & DAVID 2002; GREEN & SADEDIN 2005). Hierzu wurden im Laufe der Jahre verschiedene Arten von Simulationsmodellen entwickelt, die gezielt Fragestellungen zu verschiedenen Dimensionen der Komplexität von Waldökosystemen beantworten sollten (LOEHLE 2004). Derartige Modelle lassen sich dabei in drei große Familien einteilen: (1) Physiologische Modelle (RUNNING & COUGHLAN 1988; BOSSEL 1996; THORNLEY 1998), die wesentliche Prozesse wie Photosynthese oder Respiration und den Einfluss der Umwelt auf diese beschreiben und daher auch als prozess-basierte Modelle (PBMs) bezeichnet werden, (2) kleinräumige individuen-basierte Modelle (IBMs) (BUGMANN 2001), die das Verhalten von Einzelbäumen in Interaktion mit intra- und interspezifischen Nachbarn setzen, um das emergente Verhalten eines Waldbestandes beschreiben zu können, und (3) großräumige Landschaftsmodelle (HE et al. 1999; SCHELLER & MLADENOFF 2007), die Prozesse und räumliche Muster auf Landschaftsebene betrachten. Diese Modellfamilien unterschieden sich in erster Linie durch unterschiedliche Betrachtung des Skalenniveaus des Ökosystems Wald. Während prozess-basierte Modelle bis auf die molekulare Ebene reichen können (FONTES et al. 2010) und dabei physiologische Mechanismen einzelner Organismen erklären, arbeiten Landschaftsmodelle namensgerecht auf einer viel höheren Ebene, ohne jedoch die tatsächlichen Kausalitäten von Änderungen in Landschaftsmustern durch sich ändernde biotische und abiotische Bedingungen zu berücksichtigen (LI 2000).

Das Verhalten von Einzelbäumen in den individuen-basierten Modellen wird in der Regel durch phenomenologische Ansätze determiniert. Die für deutsche Wälder entwickelten Waldwachstumssimulatoren *SILVA* (PRETZSCH 2002) und *BWIN-Pro* (NAGEL 1999) beispielsweise arbeiten mit statistischen Modellen zur Wachstumsmodellierung und Ansätzen auf Basis von Indizes, um Konkurrenz zu beschreiben. Die Parameter hierfür wurden aller-

dings durch empirische Aufnahmen bestimmt und sind daher nur unter ganz bestimmten Rahmenbedingungen gültig. Derartige Modelle werden in der Literatur daher auch oft als empirische Modelle bezeichnet. Der Einfluss von Umweltparametern ist in diesen Modellen nur indirekt durch die Festlegung der Koeffizienten der einzelnen Funktionen berücksichtigt. Die zu erwartenden Änderungen durch den Klimawandel können daher von Einzelbaummodellen auf phenomenologischer Basis nicht berücksichtigt werden. Derartige Modelle sind allerdings in ihrer Summe sehr parameterarm und gelten daher als deutlich simpler als ihre prozess-basierten Gegenstücke. Dies bringt den Vorteil eines für den Anwender gut verständlichen Modells, das wenig Rechenleistung in Anspruch nimmt. Einsparungen in der Rechenzeit können auch dadurch erzielt werden, dass derartige Modelle in jährlichen Schritten zeitlich aufgelöst sind.

Die prozess-basierten Modelle sind dagegen sehr parameterreich, was in der expliziten Berücksichtigung ausgewählter Prozesse (z.B. Photosynthese, Transpiration) begründet wird. Um derartige Prozesse beschreiben zu können, ist eine Berücksichtigung von Umweltparametern unumgänglich. Beispielsweise berücksichtigen nahezu alle PBMs die Umweltparameter Temperatur, Niederschlag und Strahlung (FONTES et al. 2010). Die Schwierigkeit bei der Entwicklung solcher Modelle besteht in der Auswahl der relevanten Prozesse und deren sachgemäßer Beschreibung, da einzelne Prozesse unterschiedlich detailgetreu beschrieben werden können (BUGMANN & MARTIN 1995; KÖRNER 1998; REYNOLDS et al. 2001; KÖRNER 2006; BRAUN et al. 2010; BUGMANN & BIGLER 2011). Prozess-basierte Modelle sind vergleichsweise sehr rechenintensiv. Das liegt unter anderem an den deutlichen komplexeren Berechnungen und auch an den mitunter sehr kleinen Zeitschritten. Die Wahl der zeitlichen Auflösung hängt hierbei von der konkreten Umsetzung eines PBMs ab. Das sehr bekannte 3-PG Modell von LANDSBERG & WARING (1997) beispielsweise kann in monatlichen oder jährlichen Schritten rechnen. Bei der Berechnung von Stoffflüssen mittels Differentialgleichungen muss die zeitliche Auflösung noch viel höher angesetzt werden. Die tatsächliche Berechnung von Rechenschritten erfolgt in diesem Beispiel dynamisch und kann nur wenige Minuten betragen. Das bringt unter anderem den Vorteil mit, dass Umweltparameter in hoher Auflösung berücksichtigt werden können.

Um die Vorteile von IBMs und PBMs gleichermaßen nutzen zu können, existiert noch eine Kombination beider Modellfamilien, welche auch als Hybrid-Modelle bezeichnet werden. Dies wird in der wissenschaftlichen Praxis auf zwei unterschiedliche Arten realisiert: (1) über signal-transfer Funktionen (LUXMOORE et al. 2002; MATALA et al. 2005), oder mit einer kausalen Struktur, die empirische und mechanistische Komponenten gleichermaßen enthält (MÄKELÄ et al. 2000; LANDSBERG 2003; BARTELINK & MOHREN 2004; PRETZSCH 2006; TAYLOR

et al. 2009). Diese Modelle geben dabei in der Regel die zeitliche Auflösung in Jahresschritten auf und müssen sich an die Vorgaben des prozess-basierten Parts anpassen.

Obwohl solchen Hybrid-Modellen ein großes Potential nachgesagt wird, um das Wachstum von Waldökosystemen für Managemententscheidungen zu modellieren (BATTAGLIA & SANDS 1998; MONSERUD 2003; BARTELINK & MOHREN 2004; PRETZSCH 2006; FONTES et al. 2010), sind bis heute nur wenige Hybrid-Modelle veröffentlicht worden. Bekannt sind die Modelle TRIPLEX (PENG et al. 2002), PICUS V1.3 (SEIDL et al. 2005), iLand (SEIDL et al. 2012) und FORMIND-fest (BOHN et al. 2014). Diese Modelle berücksichtigen Umweltparameter in unterschiedlichen Auflösungen. Die höchste zeitliche Auflösung ist dabei eine Berücksichtigung von täglichen Umweltparametern, die allerdings von monatlichen Daten hergeleitet werden. Lokale Minima/Maxima von Umweltparametern werden daher nicht berücksichtigt.

Obwohl dem übergeordneten Prozess der Mortalität eine entscheidende Rolle bei der Erhaltung und dem Management von Waldökosystemen zugeordnet wird (FRIEND et al. 2014), gilt dieser Prozess als wenig verstanden (HAWKES 2000; EID & TUHUS 2001). In der Modellierung wurde bisher weitestgehend auf empirische Ansätze gesetzt, in denen mittels statistischer Modelle versucht wird, Beziehungen zwischen Mortalität und internen (Zustands-)variablen oder externen Einflüssen herzustellen (WEISKITTEL et al. 2011). Es hat sich bei IBMs etabliert, dass Mortalität einerseits intrinsisch bedingt über das Alter eine bestimmte Sterbewahrscheinlichkeit von Bäumen modelliert wird. Dabei folgt die Wahrscheinlichkeitsverteilung der Mortalität einer U-Form, so dass entweder besonders junge oder alte Bäume mit einer höheren Wahrscheinlichkeit ausfallen (HARCOMBE 1987). Andererseits wird angenommen, dass durch Konkurrenzdruck und der daraus resultierenden geringen Wachstumsrate Bäume ebenso ausfallen (WARING 1987). Die Kombination dieser beiden Ansätze hat sich besonders bei Einzelbaumsimulatoren bewährt, die in der Regel nur Altbestände simulieren und Jungwuchs entweder gar nicht oder kaum berücksichtigen. Jungwuchs ist anderen Konkurrenzeinflüssen ausgesetzt, die zur Mortalität führen können. Der Ansatz, dass Mortalität über geringe Zuwächse induziert wird, ist bei Jungwuchs nicht zwangsweise treffend, da besonders im Jugendalter die Baumarten unterschiedliche Anpassungen an Konkurrenzbedingungen entwickelt haben, die auch geringe Zuwächse beinhalten können. Zusätzlich ist Jungwuchs dem Wildverbiss ausgesetzt, welcher zwar eine Reduzierung der Konkurrenzkraft aber nicht zwangsweise den Ausfall bedeuten würde. Um die Mechanismen hinter der Mortalität näher berücksichtigen zu können, fehlt IBMs auch die tatsächliche kausale Grundlage, welche durch die Hybridisierung mit PBMs gegeben sein kann. Trotzdem wird in den oben genannten Hybrid-Modellen auf phenomenologische Mortalitätsansätze zurückgegriffen.

PBMs mit expliziter Berücksichtigung von Wasserflüssen in Boden und Pflanze sind allerdings in der Lage die physiologischen Grenzen von Pflanzen zu beschreiben und können so auf eine mechanistische Art die Mortalität von Bäumen beschreiben. Da durch den Klimawandel eine Erhöhung von Häufigkeit und Intensität von Trockenereignissen erwartet wird ([INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE 2013](#)), könnte die mechanistische Mortalitätsbeschreibung auf Grundlage von Wasserstress von zunehmender Wichtigkeit sein.

Um derartigen Wasserstress allerdings zu erfassen, müssen Modelle in der Lage sein Umweltparameter als Input zu verwerten. Oben wird bereits deutlich gemacht, dass PBMs mit sehr unterschiedlichen zeitlichen Auflösungen arbeiten. Anders als bei kontinuierlich vorhandenen Umweltparametern (zum Beispiel Temperatur oder relative Luftfeuchte) kann der Wasserinput mittels Niederschlag auch über kurze oder lange Perioden komplett ausfallen. Dabei hängt es von der zeitlichen Auflösung eines Modells ab, ob dieses dann in der Lage ist diese Ausfälle zu erfassen.

Aus Pflanzenphysiologischer Sicht betrachtet ist der Mechanismus der Mortalität zwar häufig untersucht, aber bisher nicht eindeutig identifiziert ([MITCHELL et al. 2013](#)). Allerdings werden Kohlenstoff- und Wasserhaushalt als fundamentale Einflussfaktoren für die Mortalität genannt ([MENCUCCINI 2014](#); [MITCHELL et al. 2014](#); [PETIT et al. 2016](#); [STERCK & ZWEIFEL 2016](#)). Um Zeiten des Wassermangels zu überbrücken, werden zwei, fließend ineinander übergehende Strategien unterschieden, die sich durch die Regulierung der stomatären Leitfähigkeit bei unterschiedlichen Bodenwasserpotentialen unterscheiden ([MARTÍNEZ-VILALTA & GARCIA-FORNER 2017](#)). Bei der Isohydrie schließen Pflanzen ihre Stomata vollständig bei einem bestimmten Blattwasserpotential, während bei der Anisohydrie das Blattwasserpotential weiter herabgesetzt wird, um den Gasaustausch weiter aufrecht zu erhalten ([ATTIA et al. 2015](#); [KIORAPOSTOULOU et al. 2018](#)). Isohydrische Arten unterbrechen damit den Gasaustausch frühzeitig und bauen somit auf die angereicherten Kohlenstoffreserven, um das weitere Überleben zu gewährleisten. Derartige Arten sterben daher an Kohlenstoffmangel, wenn sie langfristiger Trockenheit ausgesetzt sind ([MCDOWELL et al. 2008](#)). Die gemeine Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) wird in der Literatur als isohydrische Art eingestuft ([IRVINE et al. 1998](#); [KIORAPOSTOULOU et al. 2018](#)).

Für diese Studie wird daher das Hybrid-Modell *oak-lay* genutzt, um Unterschiede in der Transpirationsleistung und Mortalität von simulierten Kiefern Jungwuchsplots mit unterschiedlicher zeitlicher Auflösung herauszufinden. Weiterhin soll in dieser Studie die Auswirkung von unterschiedlichen Kiefern Jungwuchsdichten auf die physiologisch induzierte Mortalität bei Trockenereignissen aufgezeigt werden.

Bei *oak-lay* handelt es sich um ein Hybrid-Modell, welches die phenomenologischen Komponenten der Modelle *KIWI* (BERGER & HILDENBRANDT 2000) und *Regenerator* (BRUNNER 2004) mit der Wasserhaushaltsberechnung des *Hurley-Pasture* Modells von THORNLEY (1998) verknüpft. Dieses Modell ist in der Lage die Klimainputparameter Boden-/Lufttemperatur, Niederschlag, Strahlung, relative Luftfeuchte und Windgeschwindigkeit in sehr hohen zeitlichen Auflösungen im Minutenbereich zu berücksichtigen, da es mit dynamischen Zeitschritten rechnet. Ebenso kann das Modell auch gemittelte Werte verwenden, um niedrigere Auflösungen der Umweltinputparameter zu berücksichtigen. Die Wasserberechnungen beruhen auf Wasserpotentialunterschieden zwischen Boden, Wurzel und Spross des Jungwuchses. Durch die Berücksichtigung des Pflanzenwasserpotentials kann das Modell Pflanzen identifizieren, die nicht mehr in der Lage sind Wasser aufzunehmen und damit ausfallen.

Es ist für einen Vorversuch innerhalb dieses Kapitels anzunehmen, dass insbesondere bei zeitlichen Auflösungen, die die tägliche Variabilität von Umweltparametern erfassen, Ausfälle aufgrund von Trockenstress eher erfasst werden als bei sehr niedrigen Auflösungen. Daher wird für diese Studie die Hypothese aufgestellt, dass die simulierte Transpirationsleistung von Kiefernjungwuchs (*Pinus sylvestris* L.) mit Berücksichtigung hochaufgelöster Umweltparameter geringer ist als bei niedrigaufgelöster Berücksichtigung. Im Umkehrschluss wird eine zweite Hypothese aufgestellt, dass die Ausfälle bei hochaufgelösten Umweltparametern höher sind als bei den niedrigaufgelösten. Der Hauptversuch dieses Kapitels untersucht die Robustheit und Mortalität von Kiefernjungwuchs, der unterschiedlichen Konkurrenzbedingungen ausgesetzt ist, auf Trockenereignisse. Es wird hierzu die Hypothese aufgestellt, dass die Robustheit gegenüber Trockenereignissen bei steigendem Konkurrenzdruck nachlässt. Die Simulationsexperimente dieses Kapitels dienen darüber hinaus als Test für das Modellverhalten von *oak-lay*.

2. Material & Methoden

2.1. Das Eichenverjüngungsmodell *oak-lay*

Für die Umsetzung der Simulationsexperimente wird auf das individuen-basierte Eichenverjüngungsmodell *oak-lay* zurückgegriffen. Dieses Modell wurde entwickelt, um explizit die emergenten Eigenschaften der Wechselbeziehungen zwischen gruppierten Individuen von Waldaltbestand, Begleitvegetation und Naturverjüngung darzustellen. Derartige Gruppen werden Entität genannt. Die Konkurrenzbeziehungen zwischen Naturverjüngung und Begleitvegetation werden dabei über einen prozess-basierten Modellierungsansatz des Wasserhaushalts der einzelnen Entitäten beschrieben. Entitäten zum Waldaltbestand und zur Begleitvegetation werden für diese Studie allerdings nicht benötigt, so dass diese in den Simulationsexperimenten abgeschaltet wurden. Eine detaillierte Beschreibung des Modells nach dem standardisierten ODD-Protokoll ([GRIMM et al. 2006](#); [GRIMM et al. 2010](#)) findet sich im Methodenkapitel von Teil II.

Das Modell wurde ursprünglich für die Modellierung von Eichen-Jungwuchs entwickelt. Es kann aber durch Anpassungen der Wachstumsfunktionen und/oder -parameter auch für andere Baumarten angewandt werden. Für diese Studie wurde die Baumart Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) ausgewählt. Für diese Baumart lag zum Zeitpunkt der Durchführung eine Wachstumsfunktion für Jungwuchs vor, die wegen ihrer besseren Datenverfügbarkeit als geeigneter eingestuft wurde als die Ursprungsfunktion von [BRAND \(2005\)](#).

Das *oak-lay* wurde mit Hilfe der Programmierumgebung *NetLogo* 5.3.1 von [WILENSKY 1998](#) entwickelt.

2.1.1. Modellierung des Kiefernwachstums

Grundlage für die Modellierung des potentiellen Kiefernwachstums bildet die Höhenfunktion nach *Chapman-Richards* ([RICHARDS 1959](#)), welche auf der Wachstumstheorie von [BERTALANFFY \(1957\)](#) basiert. Diese Funktion fand bereits mehrfach Anwendung in Studien mit waldwachstumskundlichen Schwerpunkten ([COOPER 1961](#); [PIENAAR & TURNBULL 1973](#);

OSUMI & ISHIKAWA 1983; ITO & OSOUMI 1984). Die *Chapman-Richards* Funktion $h(t)$ beschreibt die Höhe h eines Einzelbaums in Abhängigkeit vom Alter t :

$$h(t) = a \left(1 - e^{-bt}\right)^c \quad (2.1.1)$$

wobei a, b und c die Parameter der Funktion sind.

Die Daten und die Parametrisierung stammen von HUTH et al. (2017). Als Grundlagen für die Parametrisierung sind LEMBCKE et al. (2000) und PRETZSCH (2001) sowie die Nutzung eigener Felddaten genannt. Die leichten Abweichungen bei den Parameterwerten im Vergleich zu HUTH et al. (2017) sind durch die Nutzung einer früheren Parametrisierung des Projekts entstanden (Siehe Tabelle 2.1).

In ersten Vorversuchen für diese Studie mit Anwendung einer vereinfachten Zuwachsfunktion $\Delta h(h, t)$, die aus Bildung der Differenz zweier Alterszustände auf Basis der Formel (2.1.1) definiert wurde, zeigten sich jedoch unlogische Muster, die durch die Interaktion der Individuen hervorgerufen werden, da die Funktion (2.1.1) in Abhängigkeit vom Alter t eines Individuums definiert ist und nicht durch die konkurrenzinduzierte Dimension. Eine Lösung schaffte hier die Bildung einer zeitlichen Ableitung, die folgende Gleichung für den Höhenzuwachs $\Delta h(h)$ ergab:

$$\Delta h(h) = abc \left(1 - \frac{h^{\frac{1}{c}}}{a}\right) \left(\frac{h}{a}\right)^{\frac{(c-1)}{c}} \quad (2.1.2)$$

wobei hier a, b und c dieselben Parameter aus Formel (2.1.1) sind. Diese Funktion bildet damit die potentielle Zuwachsfunktion, die bei jedem Individuum mit einem fokalen Korrekturfaktor cf multipliziert wird.

2.1.2. Modifizierung des Grundmodells

Um der Zielstellung dieser Studie gerecht zu werden, mussten einige geringfügige Modifizierungen am Modell vorgenommen werden. Ursprünglich überspringt das Modell Nachtphasen, um Rechenzeit einzusparen. Um allerdings Wasserflüsse, die sich im Experiment mit stündlicher Auflösung auch in der Nacht ändern können, berücksichtigen zu können, wurden in dieser Studie Berechnungen über die volle Tageslänge durchgeführt.

2.1.3. Parametereinstellung

Da der Jungwuchs nur aus Individuen der Art *P. sylvestris* festgelegt und keine weiteren Entitäten in den Simulationsexperimenten berücksichtigt wurden, konnte über alle Individuen eine einheitliche Einstellung der Parameter genutzt werden. Eine Übersicht wichtiger Parameter ist in Tabelle 2.1 gegeben.

Tabelle 2.1.: Übersicht der Einstellung von ausgewählten Parameter für die Simulationsexperimente

Parameter	Beschreibung	Wert
Submodell Wachstum		
a	Koeffizienten für die Höhenzuwachsfunktion (Siehe Formel 2.1.2)	2444,96
b		0,0183281555
c		1,27392584
β_1	Koeffizienten für die Biomassenfunktion	0,02022
β_2		1,9891
a_{LAI}	Koeffizienten für die LAI-Funktion	0,15
b_{LAI}		1,25
Submodell Wasser		
$c_{\psi,pr}$	Parameter, der die Druckkomponente des Pflanzenwasserpotentials beeinflusst	0,005 kg TM (kg Wasser) ⁻¹
$c_{W,rs-rt}$	Konstanten, die den Widerstand zwischen Boden und Wurzel beeinflusst	5 * 10 ⁴ m s ⁻¹
$K_{W,rs-rt}$		0,1 kg TM m ⁻²
k_{can}	Interzeptionskoeffizient	0,8 m ² Bodenfläche (m ² Blattfläche) ⁻¹
$c_{WT,pl}$	Konstante für den Wassertransport in der Pflanze	60 kg Wasser (kg TM) ⁻¹ [J (kg Wasser) ⁻¹] ⁻¹ Tag ⁻¹
ϵ	Zellwandrigidität	5 * 10 ⁶ Pa
gs_{max}	Maximale Stomataleitfähigkeit	0,012 m s ⁻¹
Submodell Mortalität		
ψ_{tr}	Mortalitätsschwelle	-2,2 MPa

Die Koeffizienten für die Biomassefunktion wurde aus [ANNIGHÖFER et al. 2016](#) übernommen. Von den Wasserparametern stammt die Maximale Stomataleitfähigkeit aus [GIEGER 2002](#). Die weiteren Wasserparameter wurden so angepasst, dass bei ausreichender Wasserverfügbarkeit Einzelbäume ein ideales Wachstum vorweisen, ohne dass sprunghafte und unrealistische Änderungen im Wasserpotential auftraten. Die Mortalitätsschwelle wurde geschätzt.

2.2. Simulationsexperimente

2.2.1. Allgemeine Grundeinstellungen

Es wurden zwei Simulationsexperimente durchgeführt, die in einen Vorversuch und einen Hauptversuch unterteilt wurden. Der Vorversuch soll die Auswirkungen von unterschiedlichen zeitlichen Klimaauflösungen auf Mortalität und Wachstum aufzeigen, um eine geeignete Auflösung für den Hauptversuch festsetzen zu können. Der Hauptversuch soll die Mortalität von Trockenstress ausgesetztem Jungwuchs analysieren, der unterschiedlichen Konkurrenzbedingungen unterliegt.

Ausgangssituation für alle Simulationsläufe der jeweiligen Experimente ist eine einheitliche Initialisierung. Dies betrifft neben den räumlichen Parametern, die den simulierten Bestand definieren, auch die Eingangswerte des Jungwuchses, die allerdings in ihren Zustandsvariablen mit einer gewissen Abweichung zufällig um einem Wert variieren. Eine Zusammenfassung dieser Werte ist in Tabelle 2.2 gegeben.

Tabelle 2.2.: Übersicht der Initialwerte für die Experimente

Parameter	Wert	Einheit
<i>Räumliche & Zeitliche Skalen</i>		
Simulationsfläche	1	m ²
Grenzbedingungen	periodisch	
Simulationszeitraum	2006-2010	
Wiederholungen	50	
<i>Initialwerte Jungwuchs</i>		
Anzahl	100.000 - 1.000.000	ha ⁻¹
Höhe	0.2 ± 0.1	m
relativer Wassergehalt	100	%
Verteilung	zufällig	

Da weder Altbäume noch Begleitvegetation für die Zielstellung dieser Studie von Bedeutung sind, wurde die Simulationsfläche auf den kleinstmöglichen Wert von 1 m² gesetzt, um Rechenzeit einzusparen und die hohe Dichte an Jungwuchs realisieren zu können. Als Simulationszeitraum wurden die Jahre 2006 bis 2010 ausgewählt, da für diesen Zeitraum an der Wetterstation alle benötigten Umweltparameter in hoher zeitlicher Auflösung zur Verfügung standen, die zusätzlich nahezu lückenlos aufgenommen wurden (Siehe Kapitel 2.2.2).

Die Auswertung der Experimente wurde mit Hilfe der syntaxbasierten Statistik-Software *R* (R CORE TEAM 2016) durchgeführt. Als Zusatzpakete für *R* wurden *Survival* (THERNEAU 2015), *Survminer* (KASSAMBARA et al. 2017) und *Beanplots* (KAMPSTRA 2008) verwendet.

2.2.2. Vorversuch: Unterschiedliche zeitliche Auflösungen von Umweltparametern

Das Modell *oak-lay* berücksichtigt die Umweltparameter Boden-/Lufttemperatur, Niederschlag, Strahlung, relative Luftfeuchte und Windgeschwindigkeit. Für die gewählten Simulationsjahre 2006 bis 2010 wurden diese Werte aus einem Datensatz der Wetterstation Bad Muskau (Stations-Id: 3426) des Deutschen Wetterdienstes mit stündlicher Messung genommen, um als Grundlage für die Inputdaten der Simulationsläufe zu dienen. Da die Wachstumsparameter des Kiefernjungwuchses auf Basis naheliegender Bestände erstellt wurden, wurde diese Klimastation für das Experiment ausgewählt.

Tabelle 2.3.: Übersicht der verwendeten Klimadaten

Jahr	Temperatur °C	Temperatur (Veg.) °C	Niederschlag mm	Anteil %	Trockentage	Trockenstunden
2006	9,54	16,08	524	53,79	222	7954
2007	9,98	15,67	577	53,42	185	7932
2008	9,64	14,83	650	51,95	193	7900
2009	9,17	15,69	677	55,67	173	7698
2010	7,78	14,70	925	71,19	190	7599

Die Tabelle 2.3 zeigt eine Zusammenfassung der Klimaparameter *Temperatur* und *Niederschlag* für die einzelnen Simulationsjahre. Die Spalten zur Temperatur zeigen dabei gemittelte Werte für diesen Parameter an. Die erste Spalte beschreibt die Jahresdurchschnittstemperatur und die zweite Spalte die Durchschnittstemperatur für die Vegetationsperiode. Die Spalte *Anteil* beschreibt den Anteil des Niederschlags der Vegetationsperiode auf den Jahresniederschlag. Die Jahre kennzeichnen sich dadurch, dass der jährliche Niederschlag steigt, während die Temperatur in etwa konstant bleibt. Das Jahr 2010 bildet dabei eine Ausnahme, da es deutlich kälter und niederschlagsreicher als die anderen Jahre ist. Trotzdem bleibt die Zahl der Trockentage in etwa konstant. Dies zeigt, dass das Jahr 2010 durch intensive Regengüsse gekennzeichnet ist.

Insgesamt wurden fünf verschiedene zeitliche Auflösungen simuliert, in denen sich die Berechnung der Klimaparameter $y_{i,t}$ unterscheidet. Hier ist y ein Vektor der i Werte für die Klimaparameter zum Zeitpunkt t enthält. Die höchste Auflösung wurde durch eine direkte Übernahme der stündlichen Messwerte der Wetterstation Bad Muskau gesetzt. Die weiteren Auflösungen sind dabei in absteigender Form: täglich, monatlich, vegetationsperiodisch und jährlich. Deren Werte wurden durch Mitteln der stündlichen Werte realisiert, die in den

Zeitraum Δt der jeweiligen Auflösung fielen (Siehe Formel 2.2.1). Das Experiment wurde mit den allgemeinen Grundeinstellungen aus Tabelle 2.2 durchgeführt.

$$y_{i,t} = \frac{1}{\Delta t} \sum_{j=1}^{\Delta t} y_i \quad (2.2.1)$$

Für dieses Experiment wird die Gesamttranspirationsleistung ET_{sum} eines Versuchsplots aufgenommen. Diese wird durch die Aufsummierung der Transpiration ET_i aller Individuen über den gesamten Simulationszeitraum ermittelt:

$$ET_{sum} = \sum_{i=1}^n ET_i \quad (2.2.2)$$

Zur weiteren statistischen Auswertung wurde die Gesamttranspiration auf Unterschiede getestet. Da es sich um mehrere Gruppen handelt, wurde dies mit einer Varianzanalyse (ANOVA) realisiert. Die einzelnen Gruppen wurden anschließend mittels der Post-Hoc-Tests Tukey (MILLER 1966) auf Unterschiede getestet. Der Test auf Normalverteilung der Residuen der ANOVA wurde mittels Shapiro-Test (ROYSTON 1982) durchgeführt. Zusätzlich wurde auf die graphische Methode des QQ-Plots zurückgegriffen. Die Überprüfung auf Varianzenhomogenität erfolgte mit dem Fligner-Test (Conover, Johnson Johnson 1981).

2.2.3. Mortalität unter Trockenstress

Das zweite Experiment wurde ebenso mit den allgemeinen Grundeinstellungen aus Tabelle 2.2 durchgeführt. Hier wurden allerdings nur die Klimapinputdaten in stündlicher Auflösung genutzt und insofern modifiziert, dass der Niederschlag auf 0 mm gesetzt wurde, um den Jungwuchs dauerhaftem Trockenstress auszusetzen.

Darüber hinaus wurde das Experiment mit verschiedenen Initialdichteeinstellungen für den Jungwuchs durchgeführt. Die niedrigste Dichte betrug dabei 100.000 Individuen pro Hektar und die höchste 1.000.000 Individuen pro Hektar. Variiert wurde die Dichte in 10.000er Schritten, so dass die Initialdichte auf der tatsächlichen Simulationsfläche von 1 m² um den Wert 1 erhöht wurde (Siehe auch Abbildung 2.1).

Über den Zeitraum bis zur lokalen Extinktion wurden der Lebendstatus ($y = \{0, 1\}$) eines jeden Individuums und der genaue Zeitpunkt aufgenommen. Da der Status der Individuen nur den Wert 0 (lebendig) oder 1 (tot) annehmen kann, und damit binomial-verteilt ist, und die Dauer bis zum Eintreten eines Ereignisses ebenso aufgenommen wurde, wurde für dieses Experiment auf die Ereigniszeitanalyse zurückgegriffen. Dabei handelt es sich um

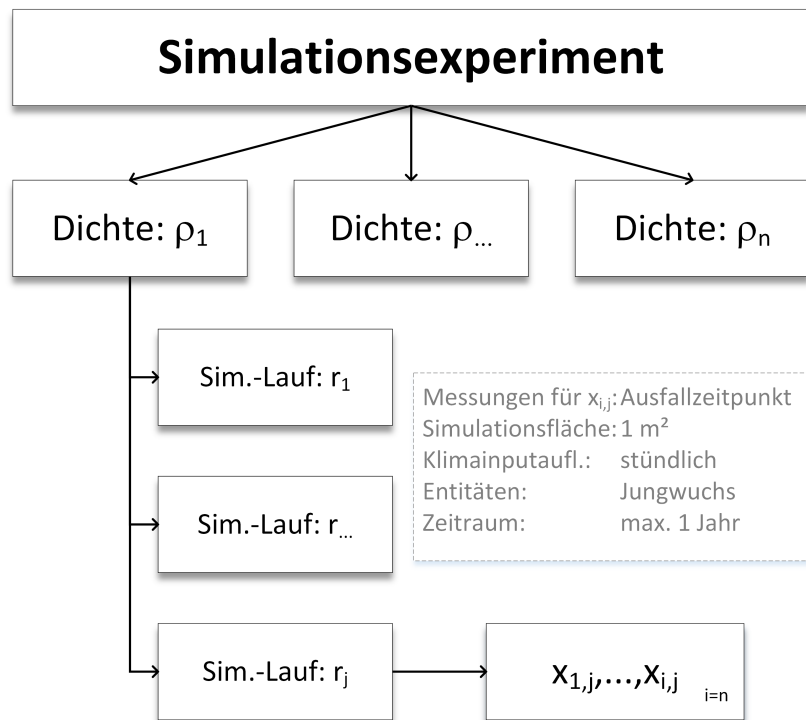


Abbildung 2.1.: Aufbau des Simulationsexperiments 2: Zu jeder Dichteeinstellung ρ_{11}, \dots, ρ_n wurden j Simulationsläufe wiederholt. Die Initialzahl des Jungwuchses betrug dabei der zugehörigen Dichte ρ_n . Der gestrichelte Kasten enthält zusätzliche Informationen zu dem Experiment.

verschiedene Methoden, bei denen die Zeit bis zu einem bestimmten Ereignis zwischen Gruppen verglichen wird. Die Ereigniszeitanalyse kommt besonders oft in den Fachgebieten Medizin und Ingenieurwissenschaften zur Anwendung.

Dieser Analyse werden mehrere Funktionen zu Grunde gelegt, die einem direkten Zusammenhang unterliegen und in Tabelle 2.4 dargestellt sind. Das besondere Interesse in der Ereigniszeitanalyse liegt dabei im Einfluss von Kovariaten auf Form oder Lage der betrachteten Funktionen.

Tabelle 2.4.: Übersicht der grundlegenden Funktionen der Ereigniszeitanalyse

Funktion	Name	Beziehung
$f(t)$	Dichtefunktion	
$F(t)$	Kumulative Verteilungsfunktion	$Pr(T \leq t) = \int_0^t f(t)dt$
$S(t)$	Überlebensfunktion	$1 - F(t) = Pr(T > t)$
$h(t)$	Hazardfunktion	$\frac{f(t)}{S(t)}$

Um die theoretischen Funktionen als empirische Funktionen beschreiben zu können, werden verschiedene Verfahren zur Modellierung angewandt, die parametrische, semi- oder nicht-parametrische Ansätze verfolgen. Für diese Studie wurde auf die konkreten Ansätze des nicht-

parametrischen Kaplan-Meier Schätzers (KAPLAN & MEIER 1958) und das semi-parametrische Cox-Modell (Cox 1972) zurückgegriffen, die nachfolgend kurz erläutert werden.

2.2.3.1. Der Kaplan-Meier Schätzer

Der Kaplan-Meier Schätzer beschreibt die Überlebensfunktion $\hat{S}(t)$ nach folgender Gleichung:

$$\hat{S}(t) = \prod_{t_{(i)} \leq t} \frac{n_i - d_i}{n_i} = \prod_{t_{(i)} \leq t} \left(1 - \frac{d_i}{n_i} \right) \quad (2.2.3)$$

wobei $\hat{S}(0) = 1$ ist und d_i die Anzahl der Versuchsobjekte beschreibt, bei denen das Ereignis zum Zeitpunkt $t_{(i)}$ eingetreten ist. Die Anzahl der Versuchsobjekte, die unter Risiko stehen, wird dabei durch n_i beschrieben. Das bedeutet, dass aus dem Experiment herausfallende Individuen bei der Berechnung von $\hat{S}(t)$ berücksichtigt werden. Diese Art von Herausfallen von Individuen wird als Zensierung bezeichnet und spielt allerdings für diese konkrete Studie keine Rolle, da es sich um eine Simulationsstudie handelt, in der alle Individuen eindeutig erfasst werden können.

2.2.3.2. Das Cox-Modell

Das Cox-Modell ist eine häufig verwendete Methode, um den Einfluss von Kovariaten auf das Überleben zu modellieren. Dabei wird die Idee verfolgt, dass im Sinne einer multiplen Regression Parameter für die einzelnen Kovariaten geschätzt werden, um die Hazardfunktion $h(t)$ zu beschreiben. Das Modell folgt dabei folgender Gleichung für jedes Individuum i :

$$h_i(t) = h_0(t)e^{X_i\beta} \quad (2.2.4)$$

wobei $h_0(t)$ eine unspezifizierte nicht-negative Funktion der Zeit ist, die auch als *baseline hazard* bezeichnet wird, X_i ist ein Vektor der Kovariaten von i und β ist ein Vektor der Koeffizienten. Um den Sinn von $h_0(t)$ deutlicher zu machen, wird nachfolgend die Gleichung etwas umgestellt:

$$\frac{h_i(t)}{h_0(t)} = e^{X_i\beta} \quad (2.2.5)$$

Es wird deutlich, dass es nicht das Ziel des Cox-Modells ist die Form oder Lage eines Modells zu beschreiben, sondern den Einfluss einer Kovariaten auf die Nullvariante $h_0(t)$. Durch den Term $e^{X_i\beta}$ wird dieser veranschaulicht: Ein Wert von ~ 1 bedeutet, dass eine Kovariate

nahezu keinen Einfluss auf das Überleben hat. Steigt dieser Wert größer oder kleiner als 1, dann ist ein Einfluss gegeben.

Die Schätzung von β erfolgt mit Hilfe der sogenannten *partial likelihood function*, welche in [Cox \(1975\)](#) beschrieben wird.

Da in den einzelnen Simulationsläufen die fokalen Individuen interagieren, ist keine Unabhängigkeit der Daten gegeben. Das Cox-Modell kann derartige Umstände allerdings auf verschiedenste Weisen berücksichtigen. Für diese Studie hat es sich gezeigt, dass dies mit einem *Marginal-Model-Ansatz* zufriedenstellend realisiert werden kann, der von [THERNEAU & GRAMBSCH \(2013\)](#) für das Cox-Modell angepasst wurde. Mit Hilfe dieses Ansatzes wird eine robuste Varianz von β gebildet, die die Abhängigkeit von Individuen berücksichtigt. Weiterhin unterliegt dem Cox-Modell die wesentliche Annahme, dass sich die Hazardfunktionen proportional zueinander verhalten. Dies wurde mit einer grafischen Analyse über die Bildung der doppelt logarithmierten Überlebensfunktion $\log(-\log(S(t)))$ über der Zeit realisiert. Für parallel verlaufende und sich nicht überschneidende Funktionen wurde dabei eine Bestätigung der Annahme getroffen. Diese Form der Annahmenüberprüfung ist nur für kategoriale Kovariaten gültig. Für kontinuierliche Kovariaten existieren andere Analysemethoden, die in dieser Studie aber nicht zur Anwendung kommen.

Während der Kaplan-Meier Schätzer für die deskriptive Darstellung der Ergebnisse dieser Studie herangezogen wurde, wurde das Cox-Modell verwendet, um die Hazard-Verhältnisse der verschiedenen Dichten miteinander zu vergleichen. Die Dichten werden daher als kategoriale Kovariaten behandelt. Um eine bessere Übersicht zu gewährleisten, wurden die Dichten in Zehner-Klassen eingeteilt. Die Ergebnisse wurden in tabellarischer Form und in Form eines Forest-Plots ([LEWIS 2001](#)) zusammengestellt.

Als weitere Darstellungsmöglichkeit wurden Beanplots gewählt, die den Minimal-, Median- und Maximalwert der Ausfallzeit der einzelnen Simulationsläufe darstellen. Ebenso wurde die Differenz von Minimal- und Maximalwert in dieser Darstellungsform gewählt.

3. Ergebnisse

3.1. Vorversuch

Das Ergebnis des ersten Simulationsexperiments ist in Abbildung 3.1 dargestellt. Es fällt sofort auf, dass die Gesamttranspiration bei Simulationsläufen mit stündlicher Änderung des Klimainputs deutlich geringer ausfällt.

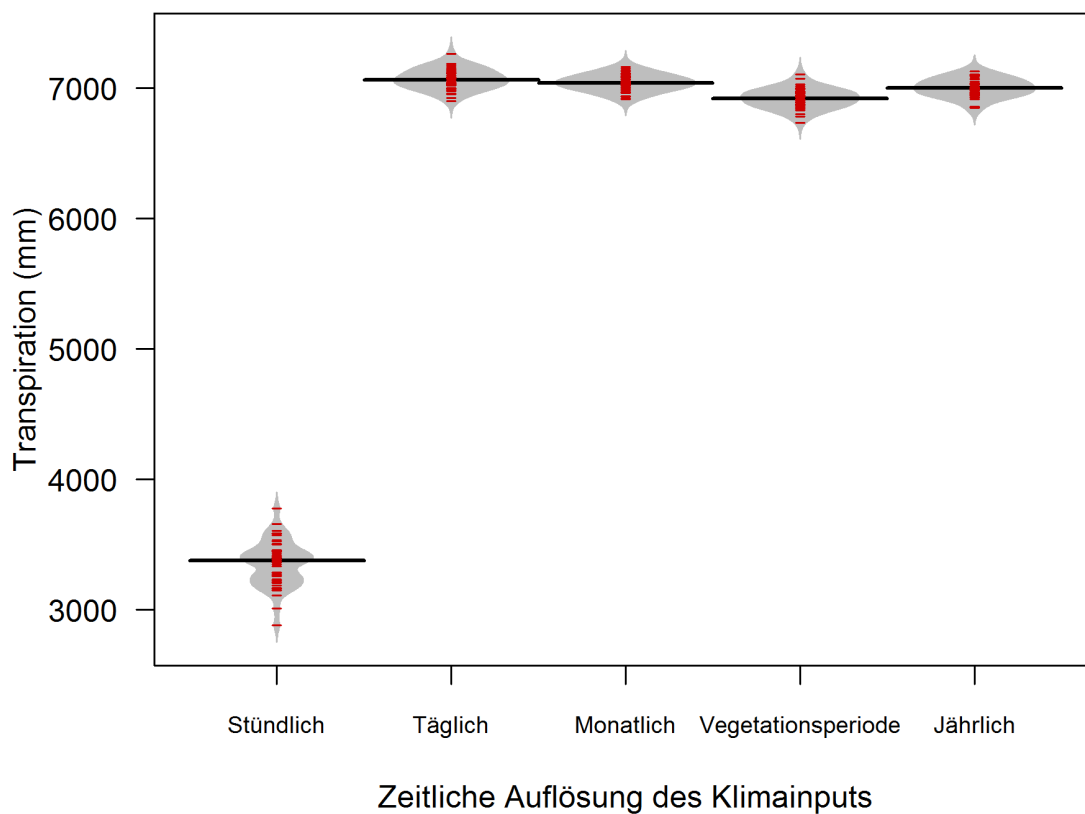


Abbildung 3.1.: Beanplots der Gesamttranspiration der einzelnen Simulationsläufe, aufgeteilt nach Auflösung des Klimainputs. Die Einzelwerte werden durch rote Striche, der Median als schwarze Striche und die gespiegelte Dichtefunktion als graue Flächen dargestellt.

Die Erklärung findet sich vermutlich im Zusammenhang zwischen Niederschlag und Mortalität. Während die stündliche Auflösung lokale Trockenereignisse sehr häufig berücksichtigt,

nimmt diese Häufigkeit mit der Auflösung deutlich zu. Bereits ab der monatlichen Auflösung ist ein dauerhafter Niederschlag als Input gegeben, so dass Trockenereignisse nicht auftreten. Auch die tägliche Auflösung, welche Trockentage berücksichtigt, generiert keine letalen Trockenereignisse für den Jungwuchs. Mortalität tritt daher nur bei der stündlichen Auflösung auf und es kommt daher zu einer geringeren Gesamttranspirationsleistung. Durch die ANOVA und den Tukey-Test konnten lediglich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Gruppen *Täglich* und *Monatlich* (p-wert: 0,18) festgestellt werden. Alle anderen Gruppen unterscheiden sich. Es fällt weiterhin auf, dass die Gruppe *Vegetationsperiode* etwas niedriger angesiedelt ist. Da der Anteil des Niederschlags und die Durchschnittstemperatur in der Vegetationsperiode höher sind als im jährlichen Vergleich (Siehe auch Tabelle 2.3), wurde in diesem Vergleich eine höhere Gesamttranspirationsleistung erwartet. Da die stündliche Auflösung sich deutlich in ihrer Lage von den anderen Auflösungen unterscheidet, wurde diese für den statistischen Vergleich ausgenommen, da so die Annahmen einer Varianzgleichheit für eine ANOVA bestätigt werden konnten. Dies konnte durch einen Fligner-Test mit einem p-Wert von 0,3161 nachgewiesen werden. Ein Shapiro-Test auf Normalverteilung der Residuen der berücksichtigten Auflösungen konnte mit einem p-Wert von 0,827 nachweisen, dass Normalverteilung vorliegt.

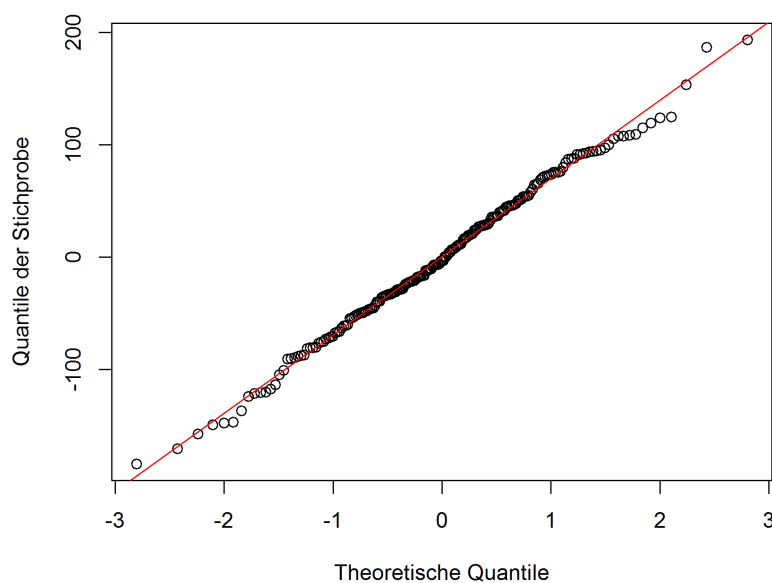


Abbildung 3.2.: QQ-Plot der Quantile der Stichprobe über den theoretischen Quantilen der Residuen der ANOVA. Die durchgezogene Gerade (rot) zeigt den Verlauf, den normalverteilte Daten im Idealfall folgen.

Auch ein QQ-Plot (Siehe Abbildung 3.2) lässt darauf schließen, dass eine Normalverteilung der Daten vorliegt, da die einzelnen Datenpunkte zum Großteil auf der roten Geraden liegen.

Lediglich im Randbereich finden sich einige Abweichungen. Dennoch werden anhand der Teststatistik und der grafischen Analyse die Annahmen für eine ANOVA bestätigt.

3.2. Hauptversuch

3.2.1. Ereigniszeitanalyse

Abbildung 3.3a zeigt die Überlebensfunktionen der verschiedenen Dichteklassen, die nach dem Kaplan-Meier Schätzer ermittelt wurde. Es wird deutlich, dass mit zunehmender Dichte sich die Kurven weiter Richtung Ursprung bewegen. Das bedeutet, dass der Ausfall der Individuen in den jeweiligen Dichteklassen früher einsetzt. Es wird außerdem deutlich, dass mit zunehmender Dichte die Kurvenverlagerung Richtung Ursprung geringer ausfällt.

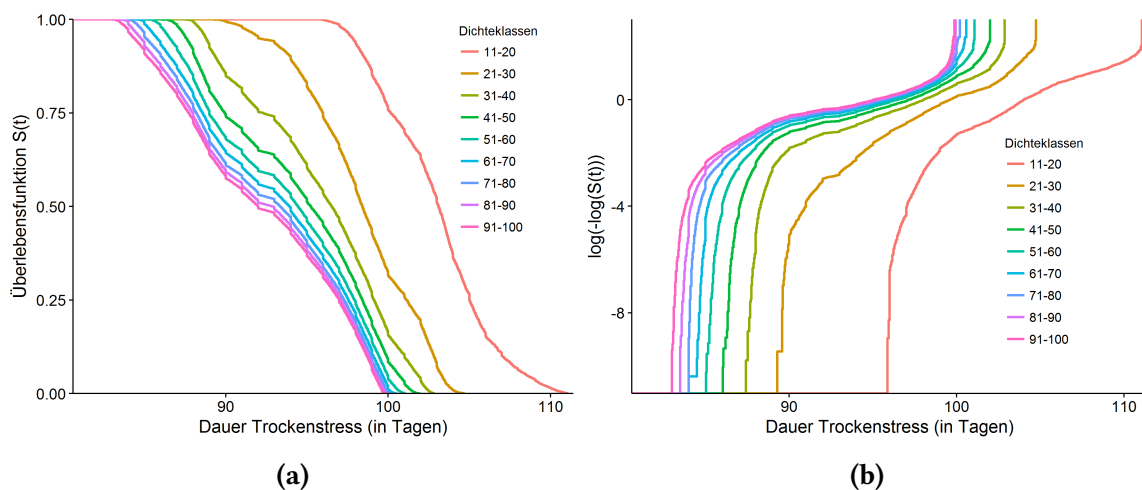


Abbildung 3.3.: Überlebensfunktion $S(t)$ (a) und doppelt logarithmierte Überlebensfunktion (b) über die Dauer des Trockenstresses (t) der einzelnen Dichteklassen (Siehe Legende).

Um die Annahme der proportionalen Hazardfunktion des Cox-Modells zu überprüfen, wird in Abbildung 3.3b die doppelte logarithmierte Transformation von $S(t)$ gebildet.

Es zeigt sich in dieser Abbildung, dass die Kurven parallel verlaufen und sich nicht überschneiden. Die Teststatistik für die Annahmeüberprüfung zeigte zwar für alle Dichteklassen einen p-Wert von 0 an, was zu einer Ablehnung der Annahmen führt, allerdings kann hier davon ausgegangen werden, dass die hohe Zahl der Individuen, die in die Berechnung eingeflossen sind, für das Ergebnis der Teststatistik verantwortlich ist. Eine Reduzierung der Stichprobe auf wenige Hundert Individuen ergab eine positive Teststatistik mit einem p-Wert größer als 0,05, was den Verdacht bestätigt. Daher wird von einer Bestätigung der Annahme des Cox-Modells ausgegangen. Die Ergebnisse der Parameterschätzung von β des Cox-Modells für die einzelnen Dichteklassen sind Tabelle in 3.1 aufgelistet.

Tabelle 3.1.: Parameterschätzung, Hazard-Ratio und die unteren ($KI-$) und oberen ($KI+$) Konfidenzintervallgrenzen des Cox-Modells für die unterschiedlichen Dichteklassen

Dichteklasse	β	Hazard-Ratio: e^β	KI-	KI+
21-30	1,51887	4,567	3,844	5,161
31-40	2,17884	8,836	7,818	10,716
41-50	2,50846	12,286	10,084	13,851
51-60	2,71593	15,119	13,098	18,110
61-70	2,85234	17,328	14,892	20,617
71-80	2,94641	19,038	16,061	22,260
81-90	3,01470	20,383	16,953	23,480
91-100	3,06357	21,404	18,273	25,391

Die Teststatistiken zur Hypothese $H_0 : \hat{\beta} = \hat{\beta}_0$ ergab dabei über alle Tests ebenso einen p-Wert von 0. Auch hier kommt dieser Wert vermutlich durch die sehr hohe Anzahl an Individuen zu Stande. Die Hazard-Ratio bestätigt auch noch einmal den Eindruck aus Abbildung 3.3a, dass mit zunehmender Dichte der Einfluss auf den Mortalitätszeitpunkt geringer wird, da die Abstände der Hazard-Ratio der einzelnen Dichteklasse zunehmend kleiner werden. Die Ergebnisse der Tabelle sind auch noch einmal in Abbildung 3.4 grafisch in einem Forest-Plot zusammengefasst.

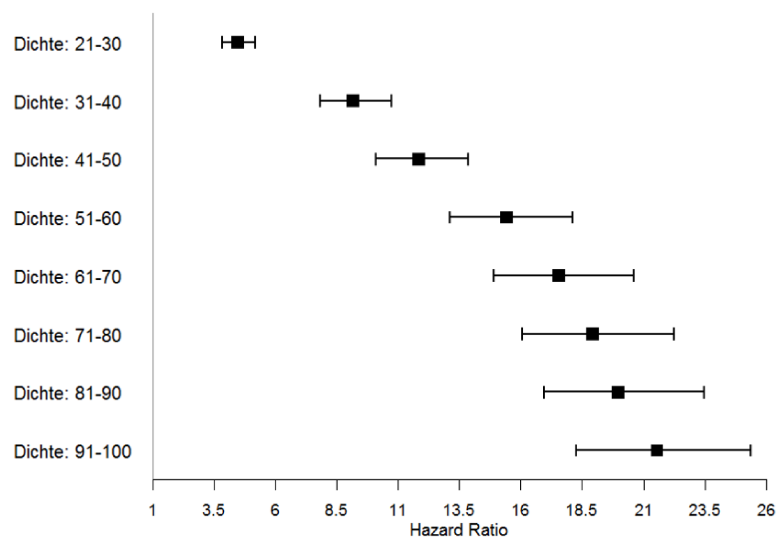


Abbildung 3.4.: Forest-Plot der Ergebnisse der Parameterschätzung des Cox-Modells. Die schwarzen Quadrate zeigen die Hazard-Ratio (e^β) der jeweiligen Dichteklassen. Die Konfidenzintervalle werden durch *Whisker* dargestellt.

In dieser Abbildung sind die Konfidenzintervalle mit dargestellt, die auf Basis der robusten Varianz berechnet wurden. Es wird deutlich, dass bereits zwischen den Dichteklassen 31-40

und 41-50 Überschneidungen der Konfidenzintervalle zu erkennen sind. Die Dichteklasse 51-60 überschneidet sich sogar bereits mit der höchsten Dichteklasse 91-100.

3.2.2. Lageparameter der Simulationsläufe

In Abbildung 3.5 werden die Beanplots zu Minimal-, Median- und Maximalwert der einzelnen Simulationsläufe der verschiedenen Dichten dargestellt. Um die Einteilung in die jeweiligen Klassen nachvollziehen zu können, wurden graue Vertikallinien der Abbildung hinzugefügt. Es fällt auf, dass die Werte in den geringen Dichten unterschiedlich stark abfallen. Am deutlichsten wird dies bei den blauen Minimalwerten, die linear stark bis zur Dichte 23 abfallen, um dann einen Knick zu machen und bei den höheren Dichten weniger stark. Der Median und der Maximalwert fallen zwar ebenso stark ab, allerdings ist bei diesen Werten kein eindeutiger Knick zu erkennen. Beide scheinen exponentiell abfallend zu sein, wobei der Maximalwert deutlich definierter wirkt. Die gestrichelte Linie stellt eine manuell gesetzte Grenze zwischen den Dichten 23 und 24 dar. Die vertikale Verschiebung der aufeinanderfolgenden Dichten ist ab diesem Punkt deutlich geringer als bei den kleinen Dichten. Der Maximalwert fällt nur noch sehr gering, während der Minimalwert etwas deutlicher absinkt, so dass die Abstände geringfügig größer werden. Ferner fällt auf, dass Minimal- und Maximalwert nur sehr gering streuen, während der Median deutlich mehr streut und sich dadurch auch vermutlich unregelmäßig verschiebt. Das bedeutet, dass das erste und letzte Auftreten von Mortalität innerhalb eines Simulationslaufes sich nicht deutlich von den anderen Simulationsläufen (einer Dichte) unterscheidet, allerdings der Verlauf der Mortalität deutlich differenzierter verläuft.

Abschließend zeigt Abbildung 3.6 Beanplots der Zeitspanne zwischen dem ersten und dem letzten Ausfall von Individuen innerhalb eines Simulationslaufes. Auch in dieser Abbildung sind wieder die Klassengrenzen als graue Vertikallinien und eine manuell gesetzte Linie zwischen Dichte 23 und 24 dargestellt. Je geringer die Initialdichte, desto geringer ist in dieser Abbildung auch die Zeitspanne. Während links von der gestrichelten Linie ein deutlicher Anstieg der Beanplots mit leichter Unregelmäßigkeit zu erkennen ist, verlaufen die Mediane der Beanplots rechts von der gestrichelten Linie mit geringer Verschiebung linear leicht aufsteigend.

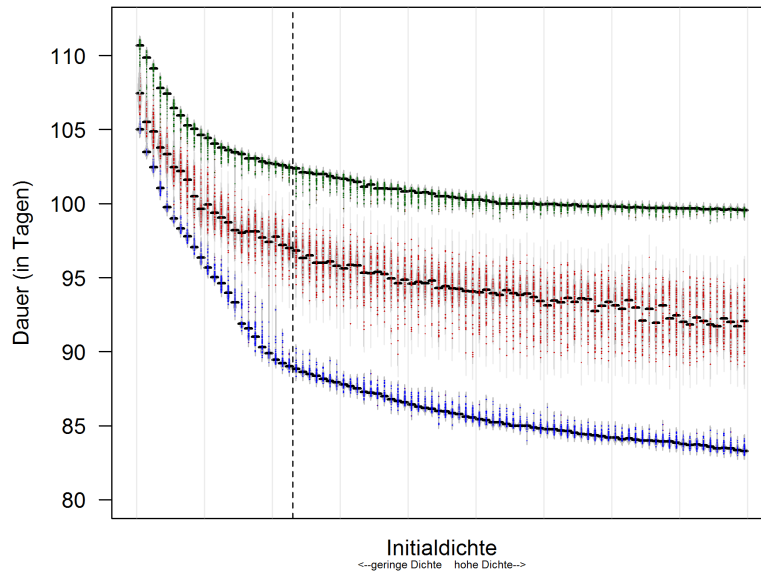


Abbildung 3.5.: Beanplots von Minimal- (blau), Median- (rot) und Maximum (grün) von der Überlebensdauer (in Tagen) der einzelnen Simulationsläufe, aufgeteilt in die einzelnen Initialdichten. Die Beanplots zeigen die Lage der Einzelwerte (in den jeweiligen Farben), den Median der Werte (als schwarzer Balken) und eine gespiegelte Dichtefunktion (grau hinterlegt). Die Klassengrenzen sind als graue Vertikallinien angezeigt und die gestrichelte Linie zeigt die Grenze zwischen den Dichten 23 und 24.

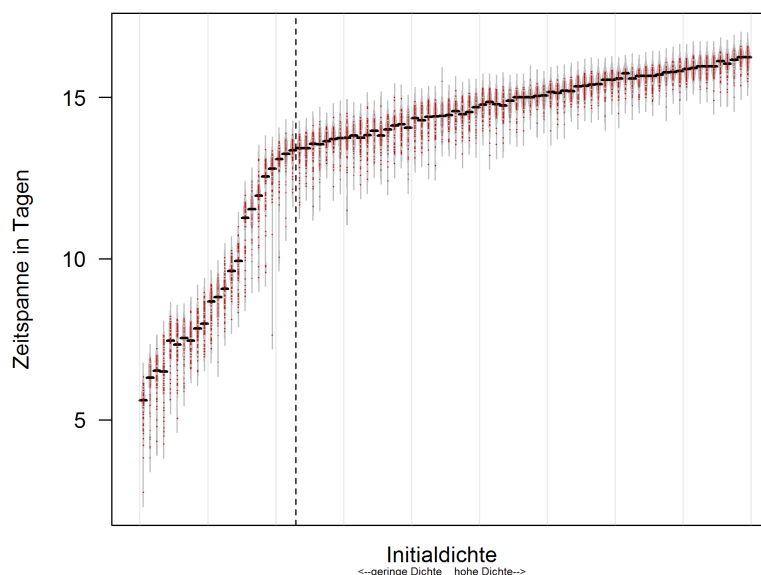


Abbildung 3.6.: Beanplots der Zeitspanne von erstem bis zum letzten Ausfall von Individuen innerhalb eines Simulationslaufes, aufgeteilt in die Initialdichten. Die Beanplots zeigen die Lage der Einzelwerte in Rot, den Median der Zeitspanne als schwarzer Balken und eine gespiegelte Dichtefunktion (grau hinterlegt). Die Klassengrenzen sind als graue Vertikallinien angezeigt und die gestrichelte Linie zeigt die Grenze zwischen den Dichten 23 und 24.

4. Diskussion

Die Ergebnisse der Simulationsexperimente zeigen, dass *oak-lay* in der Lage ist Mortalität von Jungwuchs darzustellen, der Trockenstress und unterschiedlichen Konkurrenzbedingungen ausgesetzt ist. Es wird bestätigt, dass die Robustheit des Jungwuchses bei zunehmendem Konkurrenzeinfluss gegenüber Trockenereignissen nachlässt. Ferner wird deutlich, dass der Einfluss von Konkurrenz auf die Trockentoleranz verhältnismäßig geringer wird. Dies liegt vermutlich darin begründet, dass sich mit steigender Initialdichte die Geschwindigkeit der Austrocknung des Bodens vergleichbar mit einer Sigmoidfunktion verhält. Die hohen Initialdichten, und damit die hohe Zahl an Wasser aufnehmenden Individuen, verursachen einen schnellen Abfall des Wassergehaltes des Bodens und erhöhen damit die Wasserspannung. Dies hat zur Folge, dass der Jungwuchs nach Überschreitung des permanenten Welkepunktes keine nötige Spannung mehr aufbauen kann, um dem Boden Wasser zu entziehen. Diese Beobachtung deckt sich mit dem allgemein bekannten Verhältnis von Wassergehalt und Wasserspannung des Bodens (Siehe z.B. [BLUME et al. \(2010\)](#)), welches in Wasserspannungskurven für unterschiedliche Böden dargestellt werden kann. Besonders für sandige Böden wird in solchen Darstellungen ein deutlich S-förmiger Verlauf der Wasserspannung dargestellt. Es kann daher angenommen werden, dass die Muster der Ergebnisse aus Simulationsexperiment 2 im Zusammenhang mit der Wasserspannungskurve des simulierten Bodens stehen, der in dieser Studie als sandiger Boden parametrisiert wurde. Dies macht deutlich, dass die Berücksichtigung der Bodeneigenschaft in *oak-lay* eine wichtige Rolle spielt, um Mortalität auf physiologischer Basis modellieren zu können.

Bei geringen Dichten spielen vermutlich vermehrt Zufallsprozesse eine wichtigere Rolle. Besonders die Streuung und die Steigung der Lageparameter aus Abbildung [3.5](#) und [3.6](#) bei geringen Initialdichten bestätigen diesen Verdacht. In den Simulationsläufen wurden zwei Zufallsprozesse für die Initialisierung genutzt: die Position und die Initialhöhe. Beide haben einen Einfluss auf die Berechnung der Wasserflüsse, da die Strahlungsberechnung für die Transpiration distanzabhängig ist und die Höhe maßgebende Zustandsvariable für die allometrischen Beziehungen der weiteren Zustandsvariablen ist. Erst ab höheren

Initialdichten setzt ein eindeutig linearer Trend ein, der die oben aufgestellten Vermutungen noch einmal bestätigt.

Es wird auch noch einmal deutlich wie sehr die Ergebnisse von den Parametereinstellungen abhängen. Es hat sich gezeigt, dass für die Beschreibung von Mortalität nicht nur der Parameter ψ_{tr} (Siehe Tabelle 2.1) von wichtiger Bedeutung ist, sondern die Interaktion der Wasserhaushaltsparameter allgemein. Erste Rückschlüsse hierzu wurden bereits aus der globalen Sensitivitätsanalyse nach MORRIS (1991) in Teil II dieser Arbeit gezogen. Ausgangsvariable war dort die Transpiration, die als Indikator für die Pumpleistung einer Pflanze gewertet werden kann, da sie den abschließenden Wasserfluss darstellt. Je nach Parametereinstellung kann daher die Pumpleistung einer Pflanze unterschiedlich ausfallen. Die Möglichkeit Trockenereignisse zu überstehen hängt daher sehr stark von den Parametereinstellungen ab. Für diese Studie wurden weitestgehend Literaturwerte übernommen, so dass eine Ableitung der konkreten Ergebnisse auf die Realität mit Vorsicht gesehen werden sollte. Der nächste Schritt der Weiterentwicklung von *oak-lay* sollte daher unbedingt die Kalibrierung der Parameter mit Hilfe von Gewächshausversuchen darstellen.

Für die Wachstumsfunktion wurde die *Chapman-Richards* Funktion (RICHARDS 1959) verwendet. Wie alle Wachstumsfunktionen, die auf empirischer Basis parametrisiert wurden, berücksichtigen die Parameter die standörtlichen Gegebenheiten der empirischen Datengrundlage. Dies beinhaltet auch den Klimaeinfluss aus dem Beobachtungszeitraum der Datengrundlage (KAHN & ĎURSKÝ 1999). Zum einen geht der Klimaeinfluss daher doppelt in die Berechnungen dieser Studie ein, und zum anderen lässt die vorliegende Konfiguration keine Extrapolation von Simulationsexperimenten auf andere Gebiete zu. Dies ist ein wesentlicher Punkt, der ebenso in der Weiterentwicklung des Modells beachtet werden sollte. Um äußere Einflüsse auf das Wachstum von Jungwuchs der Modellidee gerecht berücksichtigen zu können, wäre daher eine Neuentwicklung einer Wachstumsfunktion $\Delta h(ET)$ auf Basis der Transpiration (ET) von großer Bedeutung. Äußere Einflüsse (z.B. Konkurrenz, Klima) würden direkt berücksichtigt werden und der Nachteil eines rein skalierenden Einflussfaktors könnte umgangen werden.

Der Vorversuch hat gezeigt, dass es Unterschiede in der Gesamttranspirationsleistung bei unterschiedlichen zeitlichen Auflösungen gibt. Insbesondere die höchste zeitliche Auflösung mit stündlicher Anpassung der Klimawerte hat gezeigt, dass die Wahl der Auflösung für die Darstellung von Mortalität sehr wichtig ist. Bei Betrachtung der Trockenstunden (Siehe Tabelle 2.3) wird klar, dass in circa 90 % der Stunden eines Jahres kein Niederschlag fällt. Trockentage sind dagegen nur an circa 50 % bis 60 % der Tage des Jahres vorhanden. Es findet also deutlich mehr Ablauf von Wasser in der stündlichen Auflösung statt als in der nächst

höheren Auflösung. Dieser Unterschied bewirkt bereits eine geringere Wasserverfügbarkeit für den Jungwuchs, so dass es zu Ausfällen bei Simulationen mit stündlicher Auflösung kommt.

Da die stündliche Auflösung eine deutliche Abweichung in der Gesamttranspirationsleistung zeigt, wurden nur die anderen Auflösungen mittels ANOVA auf signifikante Unterschiede untersucht. Es war zu erwarten, dass die Auflösungen, die einen großen Zeitraum abdecken, in ihrer Leistung geringer abschneiden. Etwas überraschend ist allerdings die höhere Leistung der jährlichen Auflösung gegenüber der vegetationsperiodischen Auflösung. Letztere hat durch die alleinige Berücksichtigung der wärmeren Monate eine deutlich höhere Durchschnittstemperatur und auch der Anteil des berücksichtigten Niederschlages ist in diesen Monaten geringfügig höher (Siehe Tabelle 2.3). Es bleibt offen worin diese Unterschiede begründet sind. Mehr Aufschluss könnte eine nähere Analyse der Transpirationsleistung bei unterschiedlichen Klimawerten bringen. Vergleichbar mit der Analyse der Parametersensitivität aus Teil II könnte eine globale Sensitivitätsanalyse (zum Beispiel nach MORRIS (1991)) angewandt werden. In diesem Falle würden die zu variierenden Input-Parameter durch die Klimaparameter ersetzt werden. Eine solche Analyse wäre zusätzlich in der Lage eventuelle Interaktionen von Klimaparametern zu identifizieren.

In Kapitel 1 wurde bereits kurz dargelegt, dass es unterschiedliche physiologische Anpassungsstrategien von Pflanzen an Trockenheit gibt, die Isohydrie und die Anisohydrie. Es stellt sich daher die Frage, ob das Modell geeignet ist, derartige Strategien abzubilden. Bei THORNLEY (1998) wird erwähnt, dass eine osmotische Regulation durch die Anpassung der Parameter erreicht wird, die das osmotische Potential beeinflussen (Siehe Gleichung 2.1.30 in Teil II), und somit auch eine Trockenstressanpassung diesbezüglich. Daraus lässt sich schlussfolgern, dass insbesondere der Anteil der Substratmasse, die osmotisch aktiv ist ($f_{S,os-ac}$), nicht als konstanter Parameter in die Berechnung des osmotischen Wasserpotentials eingehen sollte, sondern eine dynamische Berechnung erfolgen müsste. Die Anisohydrie von bestimmten Baumarten, wie zum Beispiel die Sommerlinde (*Tilia platyphyllos* Scop.), könnte damit im Modell berücksichtigt werden (LEUZINGER et al. 2005; GALIANO et al. 2017; KIORAPOSTOLOU et al. 2018).

Die Öffnung der Stomata variiert in einem Bereich des relativen Wassergehalts (Siehe Gleichung 2.1.27 in Teil II). Ab einem festgelegten relativen Wassergehalt werden die Stomata geschlossen und es findet keine Transpiration statt. Dies entspricht damit im Wesentlichen dem Prinzip der Isohydrie, bei der allerdings ab einem bestimmten Blattwasserpotential die Stomata geschlossen werden und nicht bei einem bestimmten relativen Wassergehalt des gesamten Sprosses. Für isohydrische Arten wird aber ein Ungleichgewicht des Koh-

lenstoffhaushalts als wichtiger Mortalitätsfaktor angegeben (MANION 1981; WARING 1987; MARTÍNEZ-VILALTA et al. 2002; GÜNERALP & GERTNER 2007). Da der Kohlenstoffhaushalt in *oak-lay* nicht implementiert ist, kann das Modell auch diesbezüglich keine Berücksichtigung von Kohlenstoffmangel als Mortalitätsfaktor vornehmen. Allerdings wird für Jungwuchs und kleine Pflanzen der Mortalitätsfaktor der Unterbrechung der hydraulischen Leitfähigkeit (*hydraulic failure*) als bedeutender eingeschätzt (WILLIAMS et al. 1997; SPARKS & BLACK 1999). Bei SPARKS & BLACK (1999) zeigte sich bei einem Gewächshausversuch das Muster, dass Mortalität von *Populus trichocarpa* sehr rapide einsetzt. Dieses Muster spiegelt sich auch in den Ergebnissen dieser Studie wieder und deutet darauf hin, dass für Jungwuchs der Kohlenstoffmangel zu vernachlässigen ist.

Diese Studie hat gezeigt, dass der Ansatz von Mortalitätsbeschreibungen auf Basis des pflanzenphysiologischen Zustandes eine geeignete Möglichkeit bietet, um den Prozess der Mortalität von Jungwuchs in individuen-basierten Modellen darzustellen. Äußere Einflussfaktoren wie Bodeneigenschaft oder Klima haben wesentlichen Einfluss auf die Modellprozesse und werden von *oak-lay* berücksichtigt. Es wird daher auch deutlich welches Potential derartige Hybrid-Modelle für Wissenschaft und Management von Waldökosystemen haben.

Literatur

- ANNIGHÖFER, P., AMEZTEGUI, A., AMMER, C., BALANDIER, P., BARTSCH, N., BOLTE, A., COLL, L., COLLET, C., EWALD, J., FRISCHBIER, N., GEBEREYESUS, T., HAASE, J., HAMM, T., HIRSCHFELDER, B., HUTH, F., KÄNDLER, G., KAHL, A., KAWALETZ, H., KÜHNE, C., LACOINTE, A., LIN, N., LÖF, M., MALAGOLI, P., MARQUIER, A., MÜLLER, S., PROMBERGER, S., PROVENDIER, D., RÖHLE, H., SATHORNKICH, J., SCHALL, P., SCHERER-LORENZEN, M., SCHRÖDER, J., SEELE, C., WEIDIG, J., WIRTH, C., WOLF, H., WOLLMERSTÄDT, J. & MUND, M. (2016). Species-Specific and Generic Biomass Equations for Seedlings and Saplings of European Tree Species. In: *European Journal of Forest Research* 135 (2), S. 313–329. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10342-016-0937-z>.
- ATTIA, Z., DOMEQ, J.-C., OREN, R., WAY, D. A. & MOSHELION, M. (2015). Growth and Physiological Responses of Isohydric and Anisohydric Poplars to Drought. In: *Journal of Experimental Botany* 66 (14), S. 4373–4381. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erv195>.
- BARTELINK, H. H. & MOHREN, G. M. J. (2004). Modelling at the Interface Between Scientific Knowledge and Management Issues. In: *Towards the Sustainable Use of Europe's Forests. Forest Ecosystem and Landscape Research: Scientific Challenges and Opportunities*. Hrsg. von ANDERSSON, F., BIROT, Y. & PÄIVINEN, R. EFI Proceedings 49. Joensuu: European Forest Institute, S. 21–30.
- BATTAGLIA, M. & SANDS, P. J. (1998). Process-Based Forest Productivity Models and their Application in Forest Management. In: *Forest Ecology and Management* 102 (1), S. 13–32. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00112-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00112-6).
- BERGER, U. & HILDENBRANDT, H. (2000). A new approach to spatially explicit modelling of forest dynamics. Spacing, ageing and neighbourhood competition of mangrove trees. In: *Ecological Modelling* 132 (3), S. 287–302. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00298-2](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00298-2).
- BERTALANFFY, L. v. (1957). Quantitative Laws in Metabolism and Growth. In: *The Quarterly Review of Biology* 32 (3), S. 217–231. DOI: <https://doi.org/10.1086/401873>.
- BLUME, H.-P., BRÜMMER, G. W., HORN, R., KANDELER, E., KÖGEL-KNABNER, I., KRETZSCHMAR, R., STAHR, K. & WILKE, B.-M. (2010). Scheffer/Schachtschabel: Lehrbuch der Bodenkunde. 16. Aufl. Berlin und Heidelberg: Springer. 570 S.
- BOHN, F. J., FRANK, K. & HUTH, A. (2014). Of climate and its resulting tree growth. Simulating the productivity of temperate forests. In: *Ecological Modelling* 278, S. 9–17. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.01.021>.
- BOSSEL, H. (1996). treedyn3 forest simulation model. In: *Ecological Modelling* 90 (3), S. 187–227. DOI: [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(95\)00139-5](https://doi.org/10.1016/0304-3800(95)00139-5).

- BRAND, S. (2005). Modellierung des Jugendwachstums der Eiche im Voranbau unter Kiefernschirm. Institut für Waldwachstum und Holzmesskunde. Diplomarbeit. Dresden: Technische Universität Dresden.
- BRAUN, S., THOMAS, V. F. D., QUIRING, R. & FLUCKIGER, W. (2010). Does nitrogen deposition increase forest production? The role of phosphorus. In: *Environmental Pollution* 158 (6), S. 2043–2052. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2009.11.030>.
- BRUNNER, A. (2004). Regenerator. a forest regeneration model. Hrsg. von DANISH FOREST AND LANDSCAPE RESEARCH INSTITUTE. Horsholm.
- BUGMANN, H. (2001). A Review of Forest Gap Models. In: *Climatic Change* 51 (3/4), S. 259–305. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1012525626267>.
- BUGMANN, H. & BIGLER, C. (2011). Will the CO₂ fertilization effect in forests be offset by reduced tree longevity? In: *Oecologia* 165 (2), S. 533–544. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1837-4>.
- BUGMANN, H. & MARTIN, P. (1995). How physics and biology matter in forest gap models. In: *Climatic Change* 29 (3), S. 251–257. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF01091863>.
- CADENASSO, M. L., PICKETT, S. & GROVE, J. M. (2006). Dimensions of ecosystem complexity. Heterogeneity, connectivity, and history. In: *Ecological Complexity* 3 (1), S. 1–12. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2005.07.002>.
- COOPER, C. F. (1961). Equations for the description of past growth in even-aged stands of ponderosa pine. In: *Forest Science* 7 (1), S. 72–80.
- COX, D. R. (1972). Regression Models and Life-Tables. In: *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 34 (2), S. 187–220. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1972.tb00899.x>. URL: <http://www.jstor.org/stable/2985181>.
- (1975). Partial likelihood. In: *Biometrika* 62 (2), S. 269–276. DOI: <https://doi.org/10.1093/biomet/62.2.269>.
- EID, T. & TUHUS, E. (2001). Models for individual tree mortality in Norway. In: *Forest Ecology and Management* 154 (1-2), S. 69–84. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00634-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00634-4).
- FONTES, L., BONTEMPS, J.-D., BUGMANN, H., OIJEN, M. v., GRACIA, C., KRAMER, K., LINDNER, M., RÖTZER, T. & SKOVSGAARD, J. P. (2010). Models for supporting forest management in a changing environment. In: *Forest Systems* 19 (Specia), S. 8–29. DOI: <https://doi.org/10.5424/fs/201019s-9315>.
- FRIEND, A. D., LUCHT, W., RADEMACHER, T. T., KERIBIN, R., BETTS, R., CADULE, P., CIAIS, P., CLARK, D. B., DANKERS, R., FALLOON, P. D., ITO, A., KAHANA, R., KLEIDON, A., LOMAS, M. R., NISHINA, K., OSTBERG, S., PAVLICK, R., PEYLIN, P., SCHAPHOFF, S., VUICHARD, N., WARSZAWSKI, L., WILTSHIRE, A. & WOODWARD, F. I. (2014). Carbon residence time dominates uncertainty in terrestrial vegetation responses to future climate and atmospheric CO₂. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111 (9), S. 3280–3285. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1222477110>.
- GALIANO, L., TIMOFEEVA, G., SAURER, M., SIEGWOLF, R., MARTÍNEZ-VILALTA, J., HOMMEL, R. & GESSLER, A. (2017). The fate of recently fixed carbon after drought release: towards unravelling C storage regulation in *Tilia platyphyllos* and *Pinus sylvestris*. In:

- Plant, Cell & Environment* 40 (9), S. 1711–1724. DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.12972>.
URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/pce.12972>.
- GIEGER, T. (2002). Auswirkungen von Trockenheit und Entlaubung auf den Wasserhaushalt von Stiel- und Traubeneiche. Dissertationsschrift. Göttingen: Georg-August-Universität Göttingen.
- GREEN, D. G. & SADEDIN, S. (2005). Interactions matter—complexity in landscapes and ecosystems. In: *Ecological Complexity* 2 (2), S. 117–130. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2004.11.006>.
- GRIMM, V., BERGER, U., BASTIANSEN, F., ELIASSEN, S., GINOT, V., GISKE, J., GOSS-CUSTARD, J., GRAND, T., HEINZ, S., HUSE, G., HUTH, A., JEPSEN, J. U., JØRGENSEN, C., MOOIJ, W. M., MÜLLER, B., PE'ER, G., PIOUS, C., RAILSBACK, S. F., ROBBINS, A. M., ROBBINS, M. M., ROSS-MANITH, E., RÜGER, N., STRAND, E., SOUSSI, S., STILLMAN, R. A., VABØ, R., VISSER, U. & DEANGELIS, D. L. (2006). A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. In: *Ecological Modelling* 198, S. 115–126. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.04.023>.
- GRIMM, V., BERGER, U., DEANGELIS, D. L., POLHILL, J. G., GISKE, J. & RAILSBACK, S. F. (2010). The ODD protocol. A review and first update. In: *Ecological Modelling* 221 (23), S. 2760–2768. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.08.019>.
- GÜNERALP, B. & GERTNER, G. (2007). Feedback loop dominance analysis of two tree mortality models. Relationship between structure and behavior. In: *Tree Physiology* 27 (2), S. 269–280. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/27.2.269>.
- HARCOMBE, P. A. (1987). Tree Life Tables. In: *BioScience* 37 (8), S. 557–568. DOI: <https://doi.org/10.2307/1310666>.
- HAWKES, C. (2000). Woody plant mortality algorithms. Description, problems and progress. In: *Ecological Modelling* 126 (2-3), S. 225–248. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00267-2](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00267-2).
- HE, H. S., MLADENOFF, D. J. & BOEDER, J. (1999). An object-oriented forest landscape model and its representation of tree species. In: *Ecological Modelling* 119 (1), S. 1–19. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(99\)00041-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(99)00041-1).
- HUTH, F., VOGT, J., WEHNERT, A. & ULRICH, J. (2017). Räumliche Inventurverfahren zur Bestimmung des Naturverjüngungserfolgs - Modellstudie zum Kiefern Samenbaumverfahren. Hrsg. von TECHNISCHE UNIVERSITÄT DRESDEN. Tharandt.
- INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (2013). Climate Change 2013 - The Physical Science Basis. Cambridge: Cambridge University Press. 1552 S. DOI: <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324>.
- IRVINE, J., PERKS, M. P., MAGNANI, F. & GRACE, J. (1998). The response of *Pinus sylvestris* to drought: stomatal control of transpiration and hydraulic conductance. In: *Tree Physiology* 18 (6), S. 393–402. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/18.6.393>.
- ITO, T. & OSOUMI, S. (1984). An analysis of the basal area growth in even-aged pure stands based on the RICHARDS growth function. In: *Journal of the Japanese Forestry Society* 66 (3), S. 99–108.

- KAHN, M. & ĎURSKÝ, J. (1999). Höhenzuwachsfunktionen für Einzelbaummodelle auf der Grundlage quasirealer Baumhöhenzuwächse. In: *Centralblatt für das gesamte Forstwesen* 116 (1/2), S. 105–118.
- KAMPSTRA, P. (2008). Beanplot: A Boxplot Alternative for Visual Comparison of Distributions. In: *Journal of Statistical Software* 28 (Code Snippet 1), S. 1–9. DOI: <https://doi.org/10.18637/jss.v028.c01>.
- KAPLAN, E. L. & MEIER, P. (1958). Nonparametric Estimation from Incomplete Observations. In: *Journal of the American Statistical Association* 53 (282), S. 457–481. DOI: <https://doi.org/10.2307/2281868>.
- KASSAMBARA, A., KOSINSKI, M. & BIECEK, P. (2017). Survminer: Drawing Survival Curves using 'ggplot2'. URL: <http://www.sthda.com/english/rpkgs/survminer/>.
- KIORAPOSTOULOU, N., GALIANO-PÉREZ, L., ARX, G. v., GESSLER, A. & PETIT, G. (2018). Structural and anatomical responses of *Pinus sylvestris* and *Tilia platyphyllos* seedlings exposed to water shortage. In: *Trees* 32 (5), S. 1211–1218. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1703-2>. URL: <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1703-2>.
- KÖRNER, C. (1998). A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. In: *Oecologia* 115 (4), S. 445–459. DOI: <https://doi.org/10.1007/s004420050540>.
- (2006). Plant CO₂ responses: an issue of definition, time and resource supply. In: *The New Phytologist* 172 (3), S. 393–411. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01886.x>.
- LANDSBERG, J. (2003). Modelling forest ecosystems. State of the art, challenges, and future directions. In: *Canadian Journal of Forest Research* 33 (3), S. 385–397. DOI: <https://doi.org/10.1139/x02-129>.
- LANDSBERG, J. & WARING, R. H. (1997). A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. In: *Forest Ecology and Management* 95 (3), S. 209–228. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00026-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00026-1).
- LEMBCKE, G., KNAPP, E. & DITTMAR, O. (2000). Ertragstafel für die Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) im nordostdeutschen Tiefland. Hrsg. von LANDESFORSTANSTALT EBERSWALDE. Eberswalde.
- LEUZINGER, S., ZOTZ, G., ASSHOFF, R. & KÖRNER, C. (2005). Responses of deciduous forest trees to severe drought in Central Europe. In: *Tree Physiology* 25 (6), S. 641–650. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/25.6.641>.
- LEWIS, S. (2001). Forest Plots: Trying to See the Wood and the Trees. In: *The British Medical Journal* 322 (7300), S. 1479–1480. DOI: <https://doi.org/10.1136/bmj.322.7300.1479>.
- LI, B.-L. (2000). Why is the holistic approach becoming so important in landscape ecology? In: *Landscape and Urban Planning* 50 (1-3), S. 27–41. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(00\)00078-5](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(00)00078-5).
- LOEHLE, C. (2004). Challenges of ecological complexity. In: *Ecological Complexity* 1 (1), S. 3–6. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2003.09.001>.
- LUXMOORE, R. J., HARGROVE, W. W., LYNN THARP, M., MAC POST, W., BERRY, M. W., MINSER, K. S., CROPPER, W. P., JOHNSON, D. W., ZEIDE, B., AMATEIS, R. L., BURKHART, H. E., BALDWIN, V. & PETERSON, K. D. (2002). Addressing multi-use issues in sustainable fo-

- rest management with signal-transfer modeling. In: *Forest Ecology and Management* 165 (1-3), S. 295–304. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00631-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00631-4).
- MÄKELÄ, A., LANDSBERG, J., EK, A. R., BURK, T. E., TER-MIKAELIAN, M., AGREN, G. I., OLIVER, C. D. & PUTTONEN, P. (2000). Process-based models for forest ecosystem management: current state of the art and challenges for practical implementation. In: *Tree Physiology* 20 (5-6), S. 289–298. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/20.5-6.289>.
- MANION, P. D. (1981). Tree disease concepts. Upper Saddle River: Prentice Hall. 399 S.
- MARTÍNEZ-VILALTA, J. & GARCIA-FORNER, N. (2017). Water potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. In: *Plant, Cell & Environment* 40 (6), S. 962–976. DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.12846>. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/pce.12846>.
- MARTÍNEZ-VILALTA, J., PINOL, J. & BEVEN, K. (2002). A hydraulic model to predict drought-induced mortality in woody plants: an application to climate change in the Mediterranean. In: *Ecological Modelling* 155 (2-3), S. 127–147. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00025-X](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00025-X).
- MATALA, J., OJANSUU, R., PELTOLA, H., SIEVÄNEN, R. & KELLOMÄKI, S. (2005). Introducing effects of temperature and CO₂ elevation on tree growth into a statistical growth and yield model. In: *Ecological Modelling* 181 (2-3), S. 173–190. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.06.030>.
- MCDOWELL, N. G., POCKMAN, W. T., ALLEN, C. D., BRESHEARS, D. D., COBB, N., KOLB, T., PLAUT, J., SPERRY, J., WEST, A., WILLIAMS, D. G. & YEPEZ, E. A. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? In: *The New Phytologist* 178 (4), S. 719–739. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x>.
- MENCUCCINI, M. (2014). Temporal scales for the coordination of tree carbon and water economies during droughts. In: *Tree Physiology* 34 (5), S. 439–442. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu029>.
- MILLER, R. G. J. (1966). Simultaneous statistical inference. New York: Springer. 299 S.
- MITCHELL, P. J., O'GRADY, A. P., TISSUE, D. T., WORLEDGE, D. & PINKARD, E. A. (2014). Co-ordination of growth, gas exchange and hydraulics define the carbon safety margin in tree species with contrasting drought strategies. In: *Tree Physiology* 34 (5), S. 443–458. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu014>.
- MITCHELL, P. J., O'GRADY, A. P., TISSUE, D. T., WHITE, D. A., OTTENSCHLAEGER, M. L. & PINKARD, E. A. (2013). Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. In: *New Phytologist* 197 (3), S. 862–872. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.12064>. URL: <https://doi.org/10.1111/nph.12064>.
- MONSERUD, R. A. (2003). Evaluating forest models in a sustainable forest management context. In: *Forest Biometry, Modelling and Information Science* 1, S. 35–47.
- MORRIS, M. D. (1991). Factorial Sampling Plans for Preliminary Computational Experiments. In: *Technometrics* 33 (2), S. 161–174. DOI: <https://doi.org/10.1080/00401706.1991.10484804>.

- NAGEL, J. (1999). Konzeptionelle Überlegungen zum schrittweisen Aufbau eines waldwachstumskundlichen Simulationssystems für Norddeutschland. In: *Schriften aus der forstlichen Fakultät der Universität Göttingen* (128).
- OSUMI, S. & ISHIKAWA, Y. (1983). Applicability of the RICHARDS' growth function to analysis of growth of tree. In: *Sci. Rep. Kyoto Pref. Univ. Agr* 35, S. 49–76.
- PENG, C., LIU, J., DANG, Q., APPS, M. J. & JIANG, H. (2002). TRIPLEX. A generic hybrid model for predicting forest growth and carbon and nitrogen dynamics. In: *Ecological Modelling* 153 (1-2), S. 109–130. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00505-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00505-1).
- PETIT, G., SAVI, T., CONSOLINI, M., ANFODILLO, T. & NARDINI, A. (2016). Interplay of growth rate and xylem plasticity for optimal coordination of carbon and hydraulic economies in *Fraxinus ornus* trees. In: *Tree Physiology* 36 (11), S. 1310–1319. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw069>.
- PIENAAR, L. V. & TURNBULL, K. J. (1973). The Chapman-Richards generalization of Von Bertalanffy's growth model for basal area growth and yield in even-aged stands. In: *Forest Science* 19 (1), S. 2–22.
- PRETZSCH, H. (2001). Modellierung des Waldwachstums. Berlin: Parey.
- (2002). Grundlagen der Waldwachstumsforschung. Berlin: Parey. 448 S.
- (2006). Biometrical Models as Tools for Forest Ecosystem Management. In: *Second International Symposium on Plant Growth Modeling and Applications*. International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (PMA) (Peking, 13.–17. Nov. 2006). Hrsg. von FOURCAUD, T. & ZHANG, X. IEEE, S. 209–215. DOI: <https://doi.org/10.1109/PMA.2006.16>.
- R CORE TEAM (2016). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- REYNOLDS, J. F., BUGMANN, H. & PITELKA, L. F. (2001). How much physiology is needed in forest gap models for simulating long-term vegetation response to global change? Challenges, limitations, and potentials. In: *Climatic Change* 51 (3/4), S. 541–557. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1012551728510>.
- RICHARDS, F. J. (1959). A Flexible Growth Function for Empirical Use. In: *Journal of Experimental Botany* 10 (2), S. 290–301. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/10.2.290>.
- ROYSTON, J. P. (1982). An extension of Shapiro and Wilk's W test for normality to large samples. In: *Applied Statistics* 31 (2), S. 115–124. DOI: <https://doi.org/10.2307/2347973>.
- RUNNING, S. W. & COUGHLAN, J. C. (1988). A general model of forest ecosystem processes for regional applications I. Hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes. In: *Ecological Modelling* 42 (2), S. 125–154. DOI: [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(88\)90112-3](https://doi.org/10.1016/0304-3800(88)90112-3).
- SCHELLER, R. M. & MLADENOFF, D. J. (2007). An ecological classification of forest landscape simulation models. Tools and strategies for understanding broad-scale forested ecosystems. In: *Landscape Ecology* 22 (4), S. 491–505. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10980-006-9048-4>.
- SEIDL, R., LEXER, M. J., JAGER, D. & HONNINGER, K. (2005). Evaluating the accuracy and generality of a hybrid patch model. In: *Tree Physiology* 25 (7), S. 939–951. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/25.7.939>.

- SEIDL, R., RAMMER, W., SCHELLER, R. M. & SPIES, T. A. (2012). An individual-based process model to simulate landscape-scale forest ecosystem dynamics. In: *Ecological Modelling* 231, S. 87–100. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.02.015>.
- SPARKS, J. P. & BLACK, R. A. (1999). Regulation of water loss in populations of *Populus trichocarpa*: the role of stomatal control in preventing xylem cavitation. In: *Tree Physiology* 19 (7), S. 453–459. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/19.7.453>.
- STERCK, F. & ZWEIFEL, R. (2016). Trees maintain a similar conductance per leaf area through integrated responses in growth, allocation, architecture and anatomy. In: *Tree Physiology* 36 (11), S. 1307–1309. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw100>.
- TAYLOR, A. R., CHEN, H. Y. H. & DAMME, L. v. (2009). A review of forest succession models and their suitability for forest management planning. In: *Forest Science* 55 (1), S. 23–36.
- THERNEAU, T. M. (2015). A Package for Survival Analysis in S. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=survival>.
- THERNEAU, T. M. & GRAMBSCH, P. M. (2013). Modeling survival data: extending the Cox model. New-York: Springer. 350 S.
- THORNLEY, J. H. M. (1998). Grassland Dynamics. An ecosystem simulation model. Oxon, New York: CAB International. XII, 241.
- WARING, R. H. (1987). Characteristics of Trees Predisposed to Die. In: *BioScience* 37 (8), S. 569–574. DOI: <https://doi.org/10.2307/1310667>.
- WEISKITTEL, A. R., HANN, D. W., KERSHAW, J. A. & VANCLAY, J. K. (2011). Forest Growth and Yield Modeling. 1. Aufl. Chichester, UK: John Wiley & Sons. 430 S. DOI: <https://doi.org/10.1002/9781119998518>.
- WILENSKY, U. (1998). NetLogo. Evanston, IL: Center for Connected Learning and Computer-Based Modeling, Northwestern University. URL: <http://ccl.northwestern.edu/netlogo/>.
- WILLIAMS, J. E., DAVIS, S. D. & PORTWOOD, K. (1997). Xylem Embolism in Seedlings and Resprouts of *Adenostoma fasciculatum* after Fire. In: *Australian Journal of Botany* 45 (2), S. 291–300. DOI: <https://doi.org/10.1071/bt96030>.
- WU, J. & DAVID, J. L. (2002). A spatially explicit hierarchical approach to modeling complex ecological systems. Theory and applications. In: *Ecological Modelling* 153 (1-2), S. 7–26. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00499-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00499-9).
- WU, J. & MARCEAU, D. (2002). Modeling complex ecological systems. An introduction. In: *Ecological Modelling* 153 (1-2), S. 1–6. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00498-7](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00498-7).

Teil IV.

Auswirkungen von unterschiedlichen Behandlungen des Ober- und Unterstandes auf die Naturverjüngung von Traubeneiche (*Quercus petraea* (MATT.) LIEBL.) Eine Simulationsstudie¹

¹Bei diesem Kapitel handelt es sich um eine ausführliche Fassung von HAMKENS, H. & BERGER, U. (2017). Auswirkungen von unterschiedlichen Behandlungen des Oberstandes und der Begleitvegetation auf die Naturverjüngung von Traubeneiche (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) - Eine Simulationsstudie. In: *Ergebnisse aus dem Stipendienschwerpunkt Forschung auf DBU-Naturerbeflächen - Ökologische Dynamik in Offenland und Wald*. Hrsg. von SCHAEFER, M. & SCHLEGEL-STARMANN, H. Osnabrück, S. 47–53.

1. Einleitung

Mit Übernahme von mehr als 150.000 ha Bundesfläche (zu einem Großteil ehemalige Truppenübungsplätze) durch die Deutsche Bundesstiftung Umwelt (DBU) wurden diese Flächen zum Nationalen Naturerbe ernannt ([MAGIERA 2015](#)). Da sich historisch bedingt sehr viele Naturerbeflächen im nordöstlichen Teil Deutschlands befinden, sind deren Waldflächen auch zum Großteil mit Kiefernreinbeständen bestockt. Der herausfordernde Waldbau in naturnahe, mit Eiche bestockte Wälder ist eines der waldbaulichen Ziele der DBU.

Die Traubeneiche (*Quercus petraea* (MATT.) LIEBL.) gilt als eine wichtige und oft vertretene Baumart in den temperierten, sommergrünen Laubwäldern Europas ([BOHN et al. 2004](#)). Nicht nur ihre guten Eigenschaften als Bau- und Brennholz werden von der Bevölkerung geschätzt. Neben ihrem kulturhistorischen Wert ([HASEL 1985](#); [MANTEL 1990](#); [OSTERMANN 2002](#)), hat sie auch eine besondere Rolle für den Naturschutz. So soll die Traubeneiche eine große Rolle für den Erhalt seltener und gefährdeter Arten spielen ([JEDICKE & HAKES 2005](#)). Besonders alte Exemplare bieten Lebensraum für Vögel, xylobionte Tierarten oder Kryptogamen ([MÜLLER et al. 2005](#); [WALENTOWSKI & WINTER 2007](#)).

Neben biotischen Schäden an Altbäumen, die durch Insektenbefall ([SEEGER 1930](#); [HERTZ-KLEPTOW 1949](#); [JONES 1959](#)) verursacht werden, ist besonders die Etablierung von Eichenverjüngung eine Herausforderung für den Menschen. Besonders die trockenen und sandigen Kiefernbestände Nord-Ostdeutschlands, in denen der Traubeneiche eine mögliche Zukunft als neue Hauptbaumart zugemutet wird ([KÖLLING et al. 2007](#)), gelten auch zeitgleich als Problemgebiete, um die natürliche Verjüngung zu etablieren. Trotz erfolgreicher Keimung von Eichensämlingen fallen diese sehr oft und intensiv aus ([WOLF et al. 2005](#); [MEYER et al. 2006](#)). Ein maßgeblicher Faktor ist dabei die deutliche Ausprägung von Begleitvegetation in der Krautschicht, die durch die lichten Kronen des Kiefernoberstandes in ihrem Wachstum begünstigt wird. Dies hat einen sehr hohen Konkurrenzdruck für Eichensämlinge zur Folge. Neben der dadurch beeinträchtigten Lichtversorgung ([JONES 1959](#); [ELLENBERG 1996](#); [SIEBEL & BOUWMA 1998](#)) wird besonders das ohnehin sehr knapp verfügbare Wasser als wesentlicher Grund für Eichenausfälle genannt ([CATER & BATIC 2006](#)), da Eichen besonders im Jungwuchs als trockenanfällig beschrieben werden ([BURSCHEL & HUSS 2003](#)).

Im Rahmen des Promotionsstipendiums Schwerpunktes „Forschung auf Naturerbeflächen“ der DBU wurde mit dem *oak-lay* Modell ein individuen-basiertes Modell entwickelt, welches die Verjüngung von Eichen unter Kiefernschirm zum Schwerpunkt hat. Dabei wird besonders die Konkurrenz um Wasser mit der Begleitvegetation über ein integriertes prozess-basiertes Modell berücksichtigt. Verjüngungsfördernde Behandlungen von Oberstand und Begleitvegetation wurden integriert, um deren Auswirkungen auf den Verjüngungserfolg untersuchen zu können. In diesem Artikel werden mit verschiedenen Simulationsexperimenten die Auswirkungen und Unterschiede dieser Behandlungen aufgezeigt.

Hierfür werden neben einer Kontrollversuchsreihe zwei weitere Behandlungsexperimente durchgeführt. Die Kontrollversuchsreihe soll die Entitäten Oberstand und Begleitvegetation isolieren und deren Einzeleffekte auf die Eichenverjüngung aufzeigen. Eine weitere Versuchsreihe soll die Kulturpflege als wichtige Vegetationspflegemaßnahme näher beleuchten. Bei einer Kulturpflege wird die Begleitvegetation um die Zielverjüngung gemäht, um die Verjüngung freizustellen. Da die Vegetation oft sehr schnell und wüchsig reagiert, muss diese Maßnahme mehrmals pro Jahr durchgeführt werden, was einen deutlichen Mehraufwand bedeuten kann. Daher sollen mit Simulationsexperimenten unterschiedliche Kulturpflegeintensitäten untersucht werden. Damit wird getestet, ob mit zunehmender Intensität der Verjüngungserfolg steigt.

Die zweite Versuchsreihe zeigt die Auswirkungen unterschiedlicher Behandlungen des Oberstandes auf den Verjüngungserfolg. Dabei wird auf die drei Hiebsarten Femel-, Schirm- und Kahlhieb eingegangen, die in sich in ihrer Eingriffsintensität unterscheiden. Zusätzlich werden diese Hiebsarten mit einer Kulturpflege kombiniert, die dreimal im Jahr durchgeführt wird. Angaben aus der Literatur legen nahe, dass intensive Verfahren das Wachstum von Begleitvegetation begünstigen können, so dass die Konkurrenzsituation für die Eichenverjüngung verschärft wird (RÖHRIG et al. 2006). Eine weitere Hypothese lautet daher, dass schonende Hiebsarten den Verjüngungserfolg begünstigen. Aus dieser Hypothese resultiert noch eine letzte Hypothese für diese Studie: In ihrer räumlichen Verteilung verjüngen sich starkem Konkurrenzdruck ausgesetzte Eichen vermehrt im Einflussbereich von Altbäumen.

2. Material & Methoden

2.1. Das Eichenverjüngungsmodell *oak-lay*

Für die Umsetzung der Simulationsexperimente wird auf das individuen-basierte Eichenverjüngungsmodell *oak-lay* zurückgegriffen. Dieses Modell wurde entwickelt, um explizit die emergenten Eigenschaften der Wechselbeziehungen zwischen gruppierten Individuen von Waldaltbestand, Begleitvegetation und Naturverjüngung darzustellen. Derartige Gruppen werden Entität genannt. Die Konkurrenzbeziehungen zwischen Naturverjüngung und Begleitvegetation werden dabei über einen prozess-basierten Modellierungsansatz des Wasserhaushalts der einzelnen Entitäten beschrieben. Der Waldaltbestand und die Naturverjüngung, die die Grenzwerthöhe von 1,30 m erreicht hat, konkurrieren über den *Field-Of-Neighbourhood-Ansatz* (FON) von [BERGER & HILDENBRANDT \(2000\)](#). Die FON-Felder der Bäume beschreiben ebenso die Beschattung der bodennahen Vegetation. Eine detaillierte Beschreibung des Modells nach dem standardisierten ODD-Protokoll ([GRIMM et al. 2006](#); [GRIMM et al. 2010](#)) findet sich in Teil II dieser Arbeit.

2.1.1. Modellierung des Eichenwachstums

Um das Modell für die Zielstellung dieses Vorhabens nutzen zu können, muss das Wachstum der Naturverjüngung explizit für die Traubeneiche beschrieben werden. Als Grundlage für die Definierung des Eichenwachstums dient die Arbeit von [BRAND \(2005\)](#), in welcher das Jugendwachstum der Traubeneiche für die Implementierung im Waldwachstumssimulator *BWinPro-S* ([DÖBBELER et al. 2011](#)) modelliert wurde.

Die Modellierung von [BRAND \(2005\)](#) geht allerdings von Jungbäumen aus, die bereits eine Höhe von 1,30 m überschritten haben und so mit Brusthöhendurchmesser modelliert werden. Der Konkurrenzansatz von *oak-lay* ist dagegen auf kleinere Jungbäume ausgelegt. Wachstum soll hier mit der Höhe als zentrale Zuwachsvariable berechnet werden. Es ist daher nötig, dass die optimale Durchmesserzuwachsfunction auf die Höhe h umgestellt wird. Ermöglicht wird diese Vorgehensweise durch Vorhandensein einer in Formel (2.1.1) darge-

stellten Höhenfunktion $h(d)$ mit dem Brusthöhendurchmesser d als Funktionsargument. Diese Funktion hat den exponentiellen Ansatz nach [MICHAILOFF \(1943\)](#) als Funktionstyp.

$$h = 1,3 + a_0 * e^{-\frac{a_1}{d}} \quad (2.1.1)$$

Es ist allerdings nötig, dass die Koeffizienten a_0 und a_1 der Funktion in Abhängigkeit vom Brusthöhendurchmesser des Grundflächenmittelstammes (d_g) bestimmt werden.

Weiterhin wird aus der potentiellen Durchmesserzuwachsfunction iD_{pot} , die anhand der I. Ertragsklasse der Eichenertragstafel nach [ERTELD \(1962\)](#) parametrisiert wurde, im Sinne des Ansatzes nach [GOLSER \(1997\)](#) das Integral von iD gebildet, um den potentiell möglichen Durchmesser über das Alter t als Funktion $f(t)$ zu erhalten:

$$D_{pot} = f(t) = \int (iD) dt = a_0 * t + a_1 * \frac{a_2}{a_2 + 1} * t^{\left(\frac{a_2+1}{a_2}\right)} = a_0 * t + a_3 * t^{a_4} \quad (2.1.2)$$

Wobei a_0 bis a_4 die Koeffizienten sind. Mit Hilfe der Formeln (2.1.1) und (2.1.2) konnte anschließend der potentielle Höhenzuwachs für Individuen mit $h_i < 1,30 \text{ m}$ ermittelt werden. Hierfür sollte mittels D_{pot} der Durchmesser für den jüngsten Bestand aus [BRAND \(2005\)](#) berechnet werden. Durch den angegebenen d_g konnten die Koeffizienten für die Höhenfunktion ermittelt werden und der D_{pot} in die Höhenfunktion eingesetzt werden. Da die Ursprungs-Durchmesserfunktion von linearem Wachstum in diesem Altersstadium ausgeht, wird abschließend die ermittelte Höhe durch das Alter dividiert, um den jährlichen Höhenzuwachs Δh zu erhalten, wie in Formel (2.1.3) dargestellt.

$$\Delta h = \frac{1,3 + (-0,026 * d_g^2 + 1,9633 * d_g + 0,6138) * e^{-\frac{(-0,0161 * d_g^2 + 0,6172 * d_g + 0,4043)}{a_0 * t + a_3 * t^{a_4}}}}{t} \quad (2.1.3)$$

Wobei die Koeffizienten b_0 und b_1 aus der Höhenfunktion durch ihre Funktion ersetzt wurden.

Tabelle 2.1.: Koeffizienten und Variablen der potentiellen Durchmesserfunktion

Koeffizient/Variable	Wert	Einheit
t	6	Jahr
d_g	1,2	cm
a_0	-3,895	
a_1	4,745	
a_2	900	
a_3	4,74	
a_4	1,001	

Als jüngster Bestand wird ein sechsjähriger Bestand mit einem d_g von 1,2 angegeben (BRAND 2005). Dessen Höhe im entsprechenden Alter diene als Grundlage für die Berechnung von Δh . Ebenso werden zwei verschiedene Koeffizientensätze angegeben, die der einfachen und der 1,5-fachen potentiellen Durchmesserfunktion I. Ertragsklasse aus ERTELD (1962) entsprechen. Empfohlen wird von BRAND (2005) der Koeffizientensatz für die 1,5-fache potentielle Durchmesserfunktion. Die entsprechenden Werte sind in Tabelle 2.1 angegeben.

2.1.2. Parametrisierung der Entitäten

Neben den Wachstumsparametern ist eine Vielzahl an Parametern für das Wassersubmodell nötig. Die einflussreichsten konnten mittels globaler Sensitivitätsanalyse nach MORRIS (1991) in Teil II ermittelt werden. Die Werte für diese Wasserparameter und der Wachstumsparameter sind in Tabelle 2.2 aufgeführt.

Da das Wassersubmodell ursprünglich aus einem Graslandmodell stammt (THORNLEY 1996; THORNLEY 1998) und in den folgenden Experimenten diese als Grasschicht modelliert werden soll, wurde für die Begleitvegetation ein Großteil der pflanzenphysiologischen Parameter aus THORNLEY (1998) übernommen. Sofern für die ausgewählte Arten des Reitgrases (*Calamagrostis epigejos* (L.) ROTH. und *Calamagrostis arundinacea* (L.) ROTH.) explizite Werte ermittelt werden konnten, wurden diese verwendet. Dies traf allerdings nur für den Parameter der maximalen stomatären Leitfähigkeit $g_{s,max}$ zu (URBAN et al. 2006).

Tabelle 2.2.: Überblick der Einstellung der einflussreichsten Wasser- und Wachstumsparameter für die jeweiligen Entitäten von *oak-lay*

Kürzel	Beschreibung	Eiche	Kiefer	Landreitgras
		Jung- & Altbäume	Altbäume	Begleitvegetation
Submodell Wasser				
$c_{\psi,pr}$	Parameter, der die Druckkomponente des Pflanzenwasserpotentials beeinflusst	0,005		0,2
$c_{W,rs-rt}$	Konstanten, die den Widerstand zwischen Boden und Wurzel beeinflussen	$5 * 10^4$		$5 * 10^5$
$c_{WT,pl}$	Konstante für den Wassertransport in der Pflanze	0,1		0,1
$K_{W,rs-rt}$	Konstante, die den Widerstand zwischen Boden und Wurzel beschreibt	0,9		0,5
k_{can}	Interzeptionskoeffizient / Blattflächenextinktionskoeffizient	60		60
ϵ	Zellwandrigidität / Young's Modulus	$1,2 * 10^7$		$2 * 10^6$
$g_{s,max}$	maximale Leitfähigkeit der Stomata	0,006		0,005
Submodell Wachstum				
I_{min}	FON-Parameter; Konkurrenzstärke am Stamm	0,5	0,05	
I_{max}	FON-Parameter; Konkurrenzstärke am Außenring	1	1	

Tabelle wird fortgesetzt ...

... Fortsetzung Tabelle

Kürzel	Beschreibung	Eiche	Kiefer	Landreitgras
		Jung- & Altbäume	Altbäume	Begleitvegetation
β_1	Biomasse-Parameter	0,00684		
β_2	Biomasse-Parameter	2,03158		
a_{LAI}	Blattflächenindex-Parameter	0,5		
b_{LAI}	Blattflächenindex-Parameter	1,25		
LAI_{max}	Vegetations-Parameter: maximaler Blattflächenindex			1,8
LAI_{wat}	Vegetations-Parameter: Einfluss der Wasserverfügbarkeit auf den Blattflächenindex			0,25
LAI_{lt}	Vegetations-Parameter: Einfluss der Lichtverfügbarkeit auf den Blattflächenindex			1
H_{max}	Vegetations-Parameter: maximale Höhe			1,5
H_{wat}	Vegetations-Parameter: Einfluss der Wasserverfügbarkeit auf die Höhe			0,25
H_{lt}	Vegetations-Parameter: Einfluss der Lichtverfügbarkeit auf die Höhe			1
veg_{rt}	Vegetations-Parameter: Wurzeldichte			50

Wasserparameter für die Eiche, die nicht aus Literaturangaben gesetzt werden konnten, wurden so angepasst, dass bei ausreichender Wasserverfügbarkeit Einzelbäume ein ideales Wachstum vorweisen, ohne dass sprunghafte und unrealistische Wasserpotentialänderungen ausgelöst werden ($c_{\psi,pr}$, $c_{W,rs-rt}$, $K_{W,rs-rt}$, $c_{WT,pl}$, k_{can}). Die Parameter des FON-Ansatzes I_{min} und I_{max} , welche die Konkurrenzstärke im Randbereich und im Zentrum eines FON-Feldes repräsentieren, wurden für beide Baumarten geschätzt. Grundlage für die Annahme der Werte ist die höhere Lichtdurchlässigkeit von Kiefernkronen, welche als niedrigere Konkurrenzstärke in den Randbereichen der FON-Felder interpretiert wird. Die Größe der FON-Felder von Kiefern wird nach der Kronenbreitenfunktion des Waldwachstumssimulators *BWIN-ProS* (DÖBBELER et al. 2011) erzeugt. Die der Eichen nach der entsprechenden Funktion von BRAND (2005).

Die weiteren Parameter für die Begleitvegetation stammen zum Großteil aus BRUNNER (2004). Die Parameter H_{lt} und LAI_{lt} wurden allerdings so verändert, dass der Einfluss der Wasserfügbarkeit höher einzuschätzen ist als der Einfluss der Lichtverfügbarkeit.

2.1.3. Klimainput

Für die Experimente werden stabile klimatische Bedingungen angenommen, die im Jahresverlauf nur einer monatlichen Fluktuation unterliegen. Daher wird für die klimatischen Inputparameter des *oak-lay* Modells auf gemittelte Werte zurückgegriffen. Als Klimastation

wurde die Station Wittenberg (Stations-Id: 5629) ausgewählt. Eine Übersicht der gemittelten Monatswerte dieser Klimastation findet sich in Tabelle 2.3.

Tabelle 2.3.: Übersicht der monatlich aufgelösten Umweltparameter

Umweltparameter	Einheit	April	Mai	Juni	Juli	August	September
Lufttemperatur	° C	8,71	13,59	16,81	18,64	18,11	14,23
Bodentemperatur	° C	11,10	17,16	20,62	22,36	21,60	16,33
Relative Luftfeuchte	%	69,97	67,99	68,22	68,37	69,96	76,41
Globalstrahlung	J m ⁻²	14040000	17767742	19080000	18580645	15909677	10920000
Windgeschwindigkeit	m s ⁻¹	3,26	2,92	2,76	2,72	2,52	2,64
Niederschlag	m Tag ⁻¹	0,001246	0,001686	0,002016	0,002010	0,002008	0,001555

2.2. Behandlungsmaßnahmen

Um Jungwuchs zu fördern, gibt es für dieses Vorhaben zwei Möglichkeiten einen Bestand zu behandeln. Durch gezielte Entnahme von Altbäumen des Ober- oder Unterstandes oder durch Verfahren zur Bekämpfung/Entwicklungshemmung der Bodenvegetation.

Im Waldbausystem des schlagweisen Hochwaldes gibt es verschiedene Vorgehensweisen, um eine Verjüngung einzuleiten, welche auch Hiebsarten genannt werden. Die radikalste Vorgehensweise bildet dabei der Kahlschlag, in dem alle Altbäume mit einem Hieb entfernt werden. Das Schirmschlagverfahren dagegen lichtet einen Bestand nach und nach auf. Die Geschwindigkeit des Ablaufs ist dabei zielbaumartenspezifisch. Die eingeschränkte Simulationsfläche, die durch die Rechenzeit von *oak-lay* bedingt ist, erlaubt es nicht die volle Bandbreite der verschiedenen Hiebsarten zu simulieren. Für die nachfolgenden Experimente wird daher neben den Hiebsarten Kahl- und Schirmhieb für den Oberbestand auch eine Einzelbaumentnahme in 5-Jahresschritten durchgeführt, um eine schonende Entnahme für die Simulationsfläche in die Versuchsreihe aufzunehmen. Der Schirmhieb wird im Modell durch einen Lichtung im zweiten Simulationsjahr beschrieben, bei dem ein einziger Baum zurückbleibt.

Bei der Behandlung der begleitenden Bodenvegetation soll in den Experimenten nur auf die Methode des mechanischen Verfahrens zur Unkrautbekämpfung in Verjüngungen eingegangen werden, welches mehrmalig im Jahr durchgeführt wird. Auch wenn es sich bei den hier behandelten Jungwüchsen nicht um Kulturen handelt, so wird trotzdem nachfolgend für diese Maßnahme der verkürzende Term der Kulturpflege angewandt.

2.3. Simulationsexperimente

2.3.1. Allgemeine Grundeinstellungen, Messgrößen und statistische Auswertung

Als Ausgangssituation soll für die Simulationsexperimente eine einheitliche Initialisierung erfolgen. Dies betrifft neben räumlichen Parametern, die den simulierten Bestand definieren, auch die Eingangswerte der jeweiligen Entitäten Jungwuchs, Altbäume und Begleitvegetation. Eine Zusammenfassung dieser Werte ist in Tabelle 2.4 gegeben.

Tabelle 2.4.: Übersicht der Initialwerte für die Experimente

Parameter	Wert	Einheit	Quelle
<i>Räumliche & Zeitliche Skalen</i>			
Simulationsfläche	196	m ²	
Grenzbedingungen	periodisch		
Simulationszeitraum	15	Jahre	
Wiederholungen	40		
<i>Initialwerte Jungwuchs</i>			
Anzahl	94980	ha ⁻¹	DOBROWOLSKA (2006)
Höhe	0,5 ± 0,1	m	DOBROWOLSKA (2006)
Alter	1		
Verteilung	zufällig		
<i>Initialwerte Altbäume</i>			
Anzahl	469	ha ⁻¹	LEMBCKE et al. (1975)
Brusthöhendurchmesser	31,8 ± 5	cm	LEMBCKE et al. (1975)
Alter	85	Jahre	LEMBCKE et al. (1975)
Verteilung	zufällig		
<i>Initialwerte Bodenvegetation</i>			
Referenz-Art	Land-Reitgras		
Höhe	0,1	m	

Die Werte für den Kiefernaltbestand entsprechen dabei einem 85-jährigen Kiefernbestand der Mittelhöhenbonität 26 mit einem Bestockungsgrad (B°) von 1,0 aus den Ertragstafeln nach LEMBCKE et al. (1975).

Die Initialhöhe und -zahl des Jungwuchses sind aus DOBROWOLSKA (2006) entnommen. Dort wurde die Dichte von großen Jungbäumen mit einer Höhe von maximal 50 cm mit 94980 ha⁻¹ angegeben. Das Aufkommen weiterer Verjüngung wurde aus mehreren Gründen nicht in die Simulationsexperimente aufgenommen. Zum einen ist die Datenlage für eine genaue Quantifizierung sehr gering. Andererseits würde ein kontinuierliches Nachreichen von Individuen in einen Simulationslauf die Rechenleistung des Modells massiv erhöhen. Die Experimente sollen daher einen Zeitraum mit lang ausbleibender Folgemast beschreiben.

Der Simulationszeitraum wurde auf 15 Jahre festgelegt, um den Zeitraum bis zum Erreichen der Entwicklungsphase eines Jungbaumes abzudecken.

Um in den Experimenten den Etablierungserfolg des Jungwuchses quantifizieren zu können, wird auf die dimensionslose Kenngröße des Kronenschlussgrades CCD zurückgegriffen. Dabei wird die Summe der Kronenflächen der Jungbäume (A_{crown}) in Relation zur Simulationsfläche A_{sim} gesetzt:

$$CCD = \frac{\sum A_{crown}}{A_{sim}} \quad (2.3.1)$$

Ein Wert über 1 bedeutet, dass die komplette Simulationsfläche bedeckt und der Kronenschluss erreicht ist. Jungwuchs wird im Modell ab einer Höhe von 1,30 m zum Jungbaum. Das bedeutet, dass die Konkurrenzberechnung nicht mehr prozess-basiert erfolgt, sondern auf phänomenologischer Basis über das FON. Mortalität ist in diesem Stadium des Baumes wegen mangelnder Datengrundlage ausgeschaltet. Daher differenzieren sich eng stehende Jungbäume nicht weiter aus. Um derartige Klumpen identifizieren zu können, wird auf den Aggregationsindex R nach CLARK & EVANS (1954) zurückgegriffen:

$$R = \frac{\bar{r}_{beobachtet}}{E(r)}; \quad R \in [0, 2.1491] \quad (2.3.2)$$

Hier bezeichnet $E(r) = \frac{1}{2\sqrt{\lambda}}$ und λ ist die Baumdichte einer Poisson-Verteilung. Dies bedeutet, dass die Bäume zufällig verteilt wären. Der Mittelwert der Abstände eines Baumes zu seinem nächsten Nachbarn wird durch $\bar{r}_{beobachtet}$ beschrieben. Nimmt der Aggregationsindex einen Wert von $R > 1$ an, dann tendiert der Bestand zur Regularität, bei $R = 1$ zur Zufälligkeit und bei $R < 1$ zur Klumpung. Um Randeffekte zu korrigieren wird zusätzlich auf die Modifizierung nach DONNELLY (1978) zurückgegriffen.

Die beiden Messgrößen Kronenschlussgrad und Aggregationsindex wurden zum Simulationsende, am Ende des 15. Jahres, aufgenommen, da zu diesem Zeitpunkt sämtliche Eichen dem Jungwuchs entwachsen sein müssten.

Der Aggregationsindex kann sehr gut eine Übersicht über alle Stichproben der Experimente geben, da er durch einen einzigen Wert beschrieben wird. Um allerdings mehr Information aus der räumlichen Verteilung zu erhalten, wird auf die Methode der Punktmusteranalyse zurückgegriffen (POMMERENING et al. 2000). Konkret handelt es sich hierbei um Korrelationsfunktionen, die graphisch dargestellt werden können. Ein besonderer Vorteil dieser Funktionen ist, dass ein Punktprozess mit einem Attribut in Beziehung gebracht werden kann. Hierbei werden die Stammfußkoordinaten der Bäume als Punktmuster betrachtet. Dies

ermöglicht es auch die Kiefernaltbäume in die Analyse zu übernehmen und ihre Positionen mit denen der jungen Eichen in Beziehung zu setzen. Es werden dabei die konkreten Funktionen der Markenkorrrelationsfunktion $k_m(r)$ und der Markendifferenzierungsfunktion (auch Markenvariogramm genannt) $\tau(r)$ angewendet (STOYAN & STOYAN 1992). Da es sich um graphische Funktionen handelt, ist ihre Darstellung für jede Wiederholung eines Experimentes unübersichtlich und nur schwer interpretierbar. Es wird daher für jedes Experiment eine zufällige Stichprobe aus den Wiederholungen genommen.

Zur weiteren statistischen Auswertung werden Kronenschlussgrad und Aggregationsindex als zu untersuchende Gegenstände auf Unterschiede getestet. Da es sich um mehrere Experimente handelt, wird dies mit einer Varianzanalyse (ANOVA) oder alternativ dem Kruskal-Walis-Test durchgeführt. Die einzelnen Gruppen werden mittels der Post-Hoc-Tests Tukey-Test (bei ANOVA) oder Wilcoxon-Test für Paardifferenzen (bei Kruskal-Walis-Test) ermittelt. Der Test auf Normalverteilung der Residuen der ANOVA wird mittels Shapiro-Test durchgeführt. Zusätzlich wird auf die graphische Methode des QQ-Plots zurückgegriffen. Die Überprüfung auf Varianzenhomogenität erfolgt mit dem Fligner-Test (CONOVER et al. 1981).

Das Modell *oak-lay* wurde in der Entwicklungsumgebung *NetLogo* (Version 5.3) (WILENSKY 1998) geschrieben. Die statistische Auswertung erfolgte mit der syntaxbasierten Software *R* (Version 3.3.2) (R CORE TEAM 2016). Als Packages für *R* kamen *spatstat* (BADDELEY et al. 2015), *RNetLogo* (THIELE et al. 2012) und *parallel* (R CORE TEAM 2015) zum Einsatz. Für die Darstellung der Datenverteilung der Experimente wurden sogenannte Beanplots erstellt (KAMPSTRA 2008).

2.3.2. Kontrollvarianten

Um den Einfluss der einzelnen Entitäten (Altbäume und Begleitvegetation) auf den Jungwuchs deutlich zu machen, wurden im Rahmen der Kontrollversuchsreihe vier Experimente durchgeführt. Im ersten Experiment wurde der Jungwuchs ohne Oberstand und ohne Begleitvegetation simuliert. In den anderen beiden Experimenten wurden je nur eine Entität zum Jungwuchs dazu geschaltet. Das letzte Experiment beinhaltet eine unbehandelte Variante mit allen verfügbaren Entitäten.

2.3.3. Unterschiedliche Kulturpflegeintensitäten

Die jährliche Kulturpflegeintensität ist vom Interesse dieser Arbeit. Hierzu wurden sechs Experimente durchgeführt, in der diese Intensität innerhalb eines jeden Simulationsjahres

variiert wird. Bei jeder Variation werden die Maßnahmen immer in den möglichst mittleren Monaten der Vegetationsperiode durchgeführt. Innerhalb eines Monats wurde die Behandlung immer zur Monatsmitte durchgeführt. Eine Behandlung des Oberstandes fand in diesen Experimenten nicht statt

2.3.4. Kombination und Vergleich verschiedener Behandlungsmaßnahmen

Die Unterschiedlichen Behandlungsmaßnahmen des Oberstandes wurden in dieser Versuchsreihe einzeln oder in Kombination mit Kulturpflege nach den Vorgaben in Tabelle 2.4 durchgeführt. Eine Übersicht über alle hier durchgeführten Versuchsreihen ist in Tabelle 2.5 gegeben.

Tabelle 2.5.: Übersicht der verschiedenen Versuchsreihen

Kürzel	Behandlung		Bemerkung
	Oberstand	Begleitvegetation	
Kontrollexperimente			
Knull	-	-	Nur Jungwuchs
Kveg	-	-	Jungwuchs + Vegetation
Kos	-	-	Jungwuchs + Oberstand
Knone	-	-	Alle
Variation von Kulturpflegeintensitäten			
Kult1,...,Kult6	-	Kulturpflege	Ziffer=Intensität
Behandlungen			
EB	Einzelbaum	-	Entnahme alle fünf Jahre
EBKP3	Einzelbaum	Kulturpflege	s.o. + Intensität=3
ScH	Schirmhieb	-	Hieb im zweiten Jahr
ScHKP3	Schirmhieb	Kulturpflege	s.o. + Intensität=3
KH2	Kahlhieb	-	Hieb im zweiten Jahr
KH2KP3	Kahlhieb	Kulturpflege	s.o. + Intensität=3
KP3	-	Kulturpflege	Intensität=3

Für den Kahlhieb wurde in dieser Versuchsreihe eine Entnahme im zweiten Jahr gewählt. Eine gleiche Terminierung wurde für den Schirmhieb gewählt. Die Intensität der Kulturpflege wurde auf die in Lehrbüchern empfohlene dreimalige Durchführung pro Jahr festgesetzt [BURSCHEL & HUSS \(2003\)](#).

3. Ergebnisse

3.1. Datenüberblick

Abbildung 3.1 zeigt die sogenannten Beanplots der Untersuchungsvariablen für die Kulturpflege-Versuchsreihe. Bei allen drei Variablen ist ein erwartungsgemäßer Anstieg über die Intensität zu erkennen. Während die Intensitätspare 1/2 und 4/5 sich augenscheinlich in allen drei Variablen kaum unterscheiden, heben sich 3 und 6 bei der Anzahl und dem Kronenschlussgrad deutlich ab. Auch wenn die Intensitäten 1 und 2 die vergleichsweise schwächeren Werte liefern, so erreichen trotzdem einige Simulationen den Wert von 1,0, was einer vollständigen Bedeckung der Bodenfläche durch den Kronenschirm gleich kommen würde. Allerdings bewegen sich alle sechs Behandlungen im Bereich von <1 beim Aggregationsindex nach CLARK & EVANS (1954). Das bedeutet, dass die Jungbäume alle zu Klumpungen neigen und der Index gibt einen ersten Anhaltspunkt, dass Kronen sich eher überlappen, als gleichmäßig den Boden zu beschatten.

Die Abbildung 3.2 zeigt die Beanplots der Untersuchungsvariablen für die unterschiedlichen Behandlungen von Oberstand und Begleitvegetation alleine und in Kombination. Ebenso werden in diesen Plots die Kontrollvarianten dargestellt. Die Kontrollvariante *Jungwuchs + Vegetation* wird nicht dargestellt, da in dieser Variante keine Eiche bis in das Jahr 15 überlebt hat. Erwartungsgemäß sind es auch die Kontrollvarianten ohne Vegetationseinfluss, die von allen Varianten am deutlichsten mit den höchsten Werten abschließen. Bei den anderen Varianten mit Vegetationseinfluss und Behandlung fällt auf, dass die Kombination mit einer Kulturpflege immer besser abschneidet, als die Behandlung des Oberstandes alleine, wobei die stärkeren Eingriffe in den Oberstand durch einen Schirm- oder Kahlhieb auch mit Kulturpflege schwächere Ergebnisse liefert als die schonende Variante der Einzelbaumentnahme.

Bei den Variablen Anzahl und Kronenschlussgrad fällt zudem auf, dass die Streuung mit zunehmender Eingriffsstärke in den Oberstand kleiner wird. Eine dazu geschaltete Kulturpflege scheint dem jedoch entgegenzuwirken, welche die Verteilung der Ergebnisse zu strecken scheint.

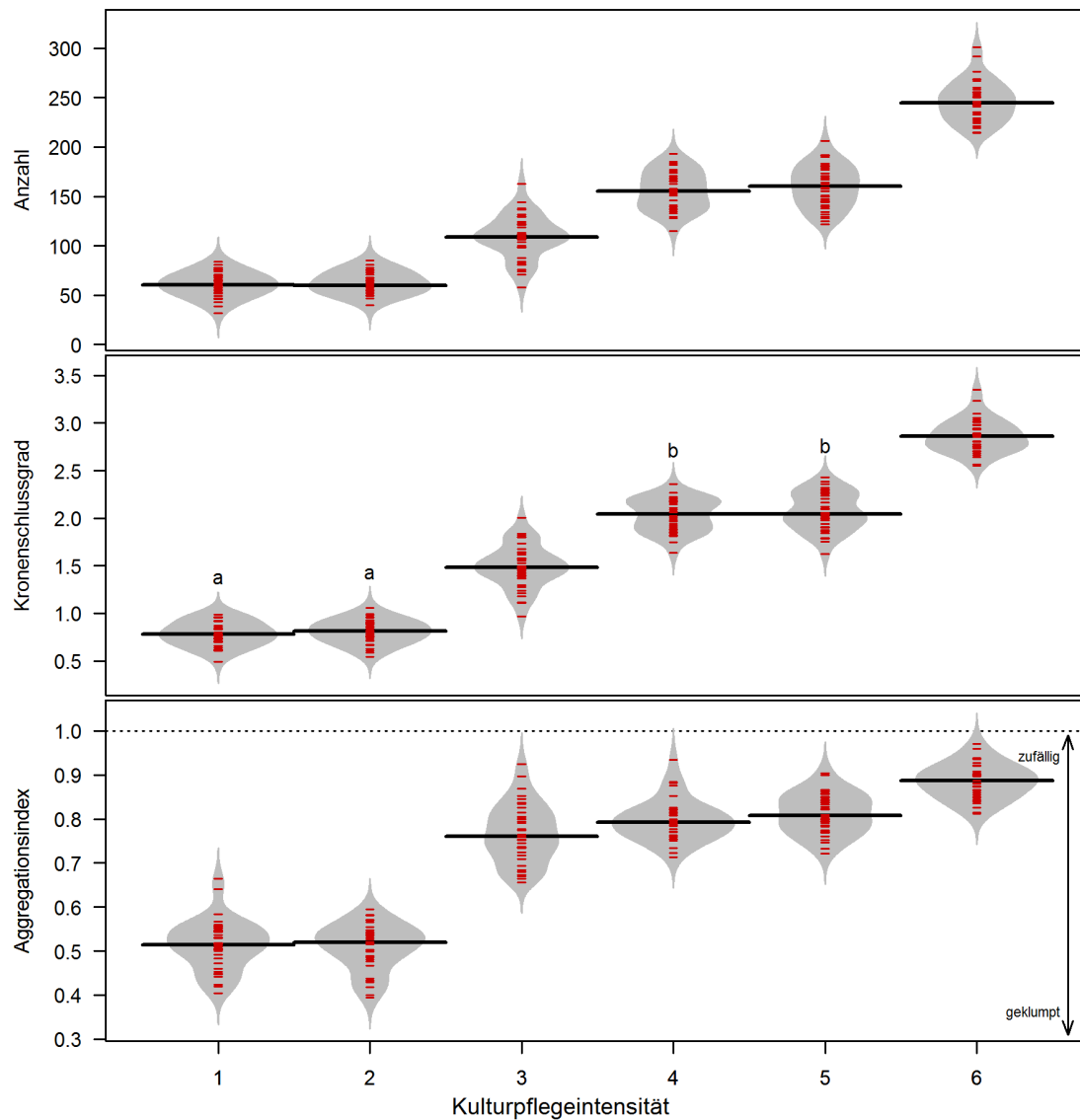
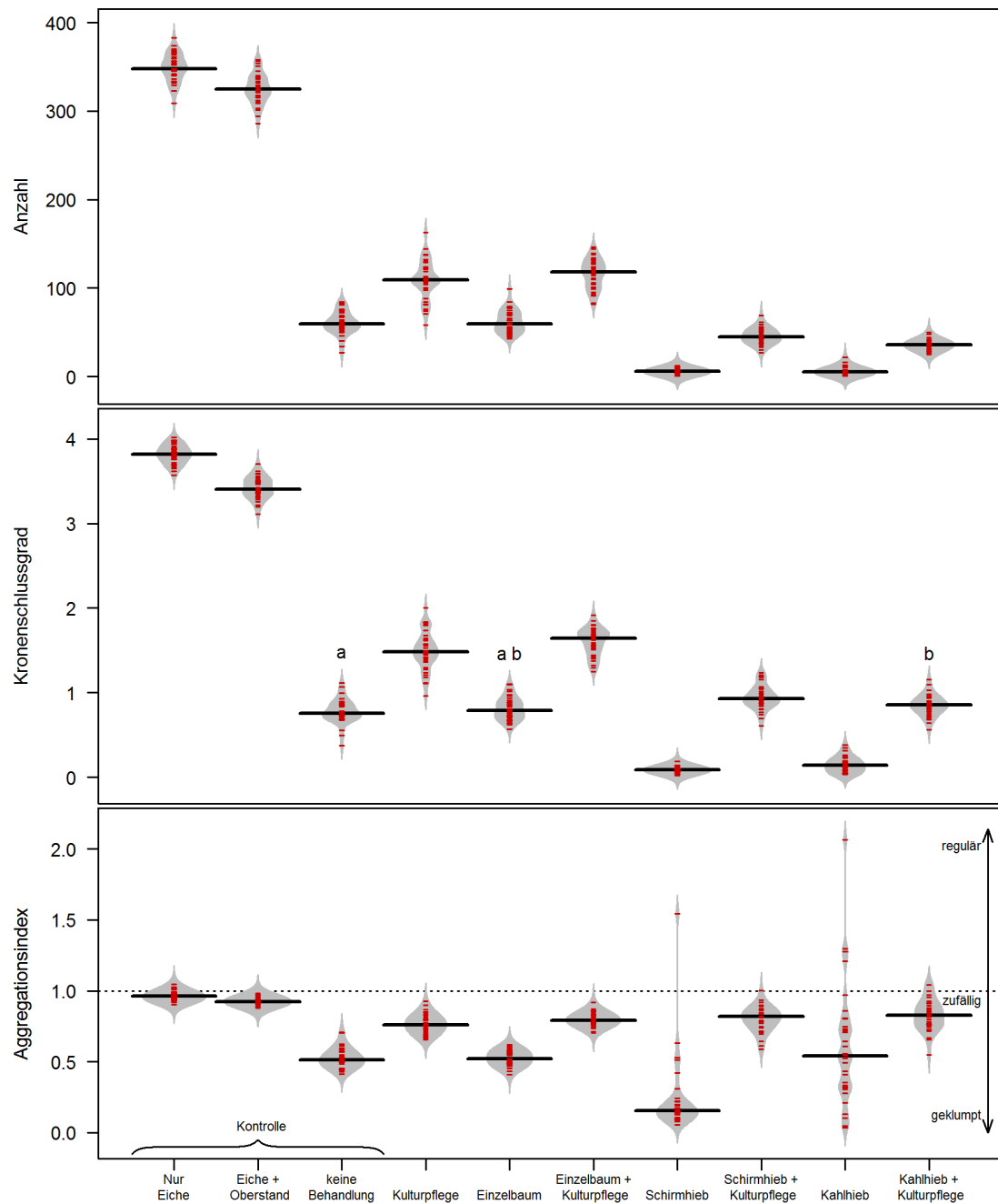


Abbildung 3.1.: Beanplots der Untersuchungsvariablen (Anzahl, Kronenschlussgrad, Clark-Evans-Index) für die aufsteigenden Kulturpflegeintensitäten. Je höher die Kulturpflegeintensität ist, desto öfter wurde eine Kulturpflege pro Jahr durchgeführt. Die gespiegelte Dichtefunktion ist grau dargestellt. Jeder Datenpunkt wird durch einen roten Strich aufgetragen. Der Median des jeweiligen Beanplots ist die schwarze Linie. Die gestrichelte Linie im untersten Plot zeigt den Wert der theoretischen Zufälligkeit. Die Buchstaben a und b beschreiben signifikant gleiche Gruppen (Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Test).

Abgesehen vom Schirmhieb und dem Kahlhieb scheint die Streuung beim Aggregationsindex sehr gleichmäßig zu sein. Die massiven Ausreißer bei den erstgenannten Behandlungsvarianten rühren vermutlich daher, dass meist nur eine sehr kleine Zahl im einstelligen Bereich überlebt hat. Die geringe Zahl an Einzelindividuen kann die Berechnung des Index sehr einschränken. Besonders der Kahlhieb streut sehr stark, während beim Schirmhieb nur einzelne Ausreißer vorkommen.



Behandlungen des Oberstandes und der Begleitvegetation

Abbildung 3.2.: Beanplots der Untersuchungsvariablen (Anzahl, Kronenschlussgrad, Clark-Evans-Index) für die unterschiedlichen Behandlungen. Jeder Datenpunkt wird durch einen roten Strich aufgetragen. Der Median des jeweiligen Beanplots ist die schwarze Linie. Die gestrichelte Linie im untersten Plot zeigt den Wert der theoretischen Zufälligkeit. Die Buchstaben a und b beschreiben signifikant gleiche Gruppen (Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Test).

Ein durchgeführter Kruskal-Wallis-Test für den Kronenschlussgrad ergab signifikante Unterschiede. Die Ergebnisse für Behandlungen einer statistischen Gruppe des Post-hoc-Tests (Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Test) sind in [Abbildung 3.2](#) mit Buchstaben markiert.

3.2. Auswertung Mortalität

Abbildung 3.3 zeigt eine alterssortierte Mortalität des Jungwuchses in der Versuchsreihe der Kulturpflegeintensitäten. Es fällt sofort auf, dass ein Großteil der Individuen im ersten Simulationsjahr stirbt. Bei jeder Behandlung handelt es sich um Werte über 60 % in dieser Altersklasse. Es ist aber ein leichter Abfall mit zunehmender Intensität zu beobachten. Während bei einmaliger Kulturpflege noch circa 80 % im ersten Simulationsjahr ausfallen, fällt dieser Werte bis auf circa 60 % bei der sechsmaligen Kulturpflege. Entsprechend steigen die Mortalitäten in den anderen Altersklassen leicht an. In der Regel sind im fünften Jahr die Einzelbäume entweder ausgefallen oder haben die Marke von 1,30 m Höhe erreicht, um im *oak-lay* als Jungbaum behandelt zu werden. Der beobachtete Mortalitätsabfall wirkt sich auch auf die Analyse mittels χ^2 -Unabhängigkeitstest aus. Mit einem p-Wert von $< 2 \cdot 10^{-16}$ zeigt dieser einen signifikanten Unterschied für die Verteilung der Mortalität an.

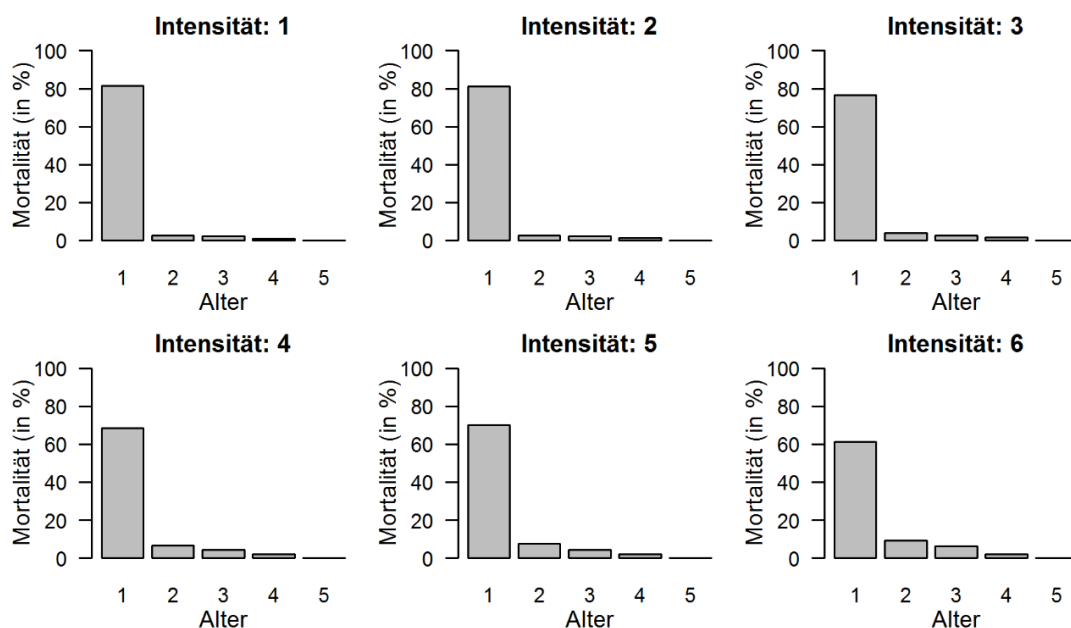


Abbildung 3.3.: Mortalität des Jungwuchses (in %) aufgetragen auf den Zeitpunkt des Ausfalls für jede Kulturpflegeintensität.

Abbildung 3.4 zeigt ebenso die alterssortierte Mortalität des Jungwuchses. Allerdings hier mit den Kontrollvarianten und den verschiedenen Behandlungen. Auch hier zeigt sich das Muster aus der Kulturpflegeversuchsreihe, dass ein Großteil des Ausfalls im ersten Jahr passiert. Abgesehen von *Kulturpflege* und *Schirmhieb + Kulturpflege* sind bei den Behandlungen mit Kulturpflege weniger Ausfall im ersten Jahr zu verzeichnen. Auffällig sind die niedrigen Werte im ersten Jahr bei *Einzelbaum*, *Einzelbaum + Kulturpflege* und *Kahlhieb + Kulturpflege*, die deutlich niedriger als die restlichen Behandlungen, die sich um die 80 % einpendeln oder

im Falle von *nur Jungwuchs* bei über 90 % liegen. Bei den genannten sind dafür die Werte in den Folgejahren leicht erhöht. Es fällt außerdem auf, dass bei den Behandlungen *Jungwuchs + Oberstand*, *keine Behandlung*, *Kulturpflege* und *Schirmhieb + Kulturpflege* ein leichter Anstieg vom zweiten auf das dritte Jahr zu erkennen ist. Auch hier zeigt der X^2 -Unabhängigkeitstest signifikante Unterschiede in der Verteilung der Mortalität mit einem p-Wert von $< 2,2 \cdot 10^{-16}$ an.

3.3. Analyse Kronenschlussgrad

Die Kronenschlussgrade der Versuchsreihen wurden mit einem Kruskal-Wallis-Test untersucht, da die nötigen Voraussetzungen für eine ANOVA nicht vorlagen. Sowohl Bartlett- als auch Flignertests für beide Versuchsreihen ergaben keine signifikante Varianzenhomogenität. Abbildung 3.5 zeigt zusätzlich den QQ-Plot der Residuen zum Nachweis der Normalverteilung der Residuen einer ANOVA für die Versuchsreihe Kombination. Es wird in diesem Fall sehr deutlich, dass hier keine Normalverteilung der Residuen vorliegt. Dies wird auch durch einen Shapiro-Test mit einem p-Wert von $3,59 \cdot 10^{-4}$ noch einmal bestätigt. Der QQ-Plot der Versuchsreihe Kulturpflegeintensität (nicht abgebildet) und ein Shapiro-Test mit einem p-Wert von 0,87 zeigen zwar eine deutliche Normalverteilung der Residuen. Da aber die wichtige Voraussetzung der Varianzenhomogenität in beiden Versuchsreihen nicht vorlag, wurde der Kruskal-Wallis-Test gewählt.

Für beide Versuchsreihen wurden signifikante Unterschiede mit je dem p-Wert von $< 2,2 \cdot 10^{-16}$ festgestellt. Tabelle 3.1 zeigt das Ergebnis des Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Tests, der als Post-hoc-Test diente, um die Unterschiede zwischen den einzelnen Gruppen herauszufinden. Wie Abbildung 3.1 bereits vermuten ließ, sind die einmalige/zweimalige und viermalige/fünfmalige Kulturpflege nicht untereinander signifikant verschieden.

Tabelle 3.1.: p-Werte und Signifikanzniveau des Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Tests für die Versuchsreihe Kulturpflegeintensität

	Kulturpflegeintensitäten				
	1	2	3	4	5
2	0,74	-	-	-	-
3	0,00 ***	0,00 ***	-	-	-
4	0,00 ***	0,00 ***	0,00 ***	-	-
5	0,00 ***	0,00 ***	0,00 ***	0,74	-
6	0,00 ***	0,00 ***	0,00 ***	0,00 ***	0,00 ***

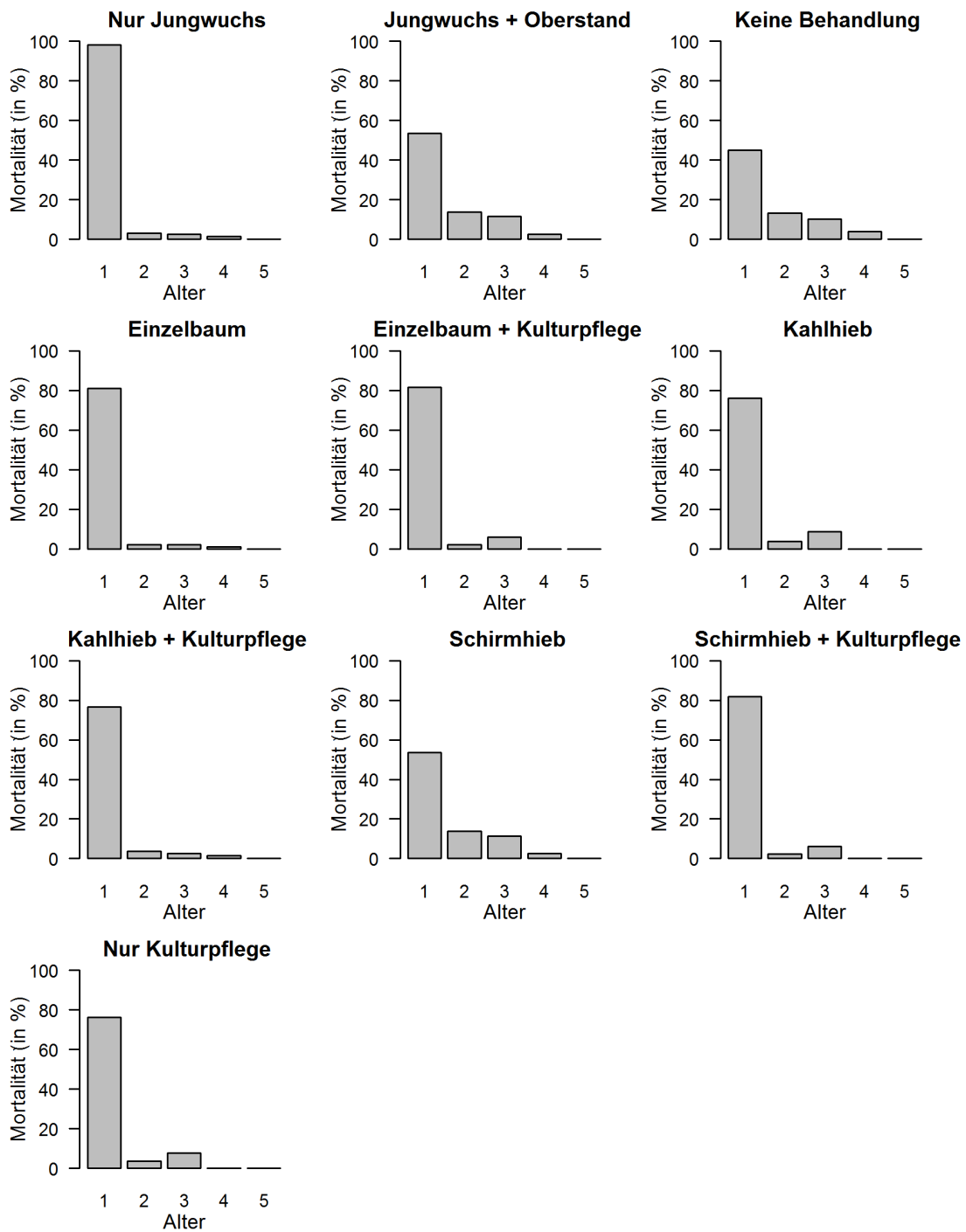


Abbildung 3.4.: Mortalität des Jungwuchses (in %) aufgetragen auf den Zeitpunkt des Ausfalls für die Kontrollvarianten und die unterschiedlichen Behandlungsmaßnahmen des Oberstandes alleine und in Kombination mit Kulturpflege.

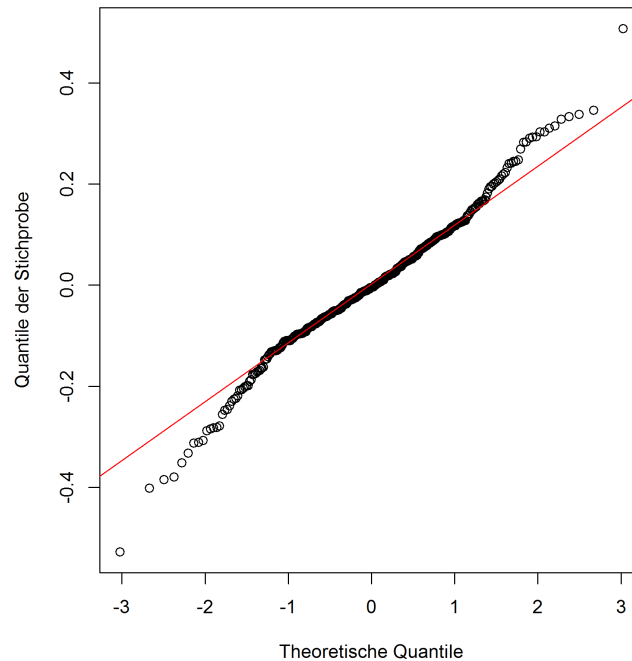


Abbildung 3.5.: QQ-Plot der Quantile der Stichprobe über den theoretischen Quantilen der Residuen. Die durchgezogene Gerade (rot) zeigt den Verlauf, den normalverteilte Daten im Idealfall folgen.

Der gleiche Post-hoc-Test für die Versuchsreihe Kombination (siehe Tabelle 3.2) ergab keine signifikanten Unterschiede bei den Kombinationen *keine Behandlung/Einzelbaum* und *Einzelbaum/Kahlhieb + Kulturpflege*.

Tabelle 3.2.: p-Werte und Signifikanzniveau des Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Tests für die Versuchsreihe Kombination

	Behandlungsszenarien								
	Nur Jungwuchs	Jungw. + Oberstand	keine Behandlung	Nur Kulturpflege	Nur Einzelbaum	Einzelb. + Kulturpflege	Nur Schirmhieb	Schirmh. + Kulturpflege	Nur Kahlhieb
Jungwuchs + Oberstand	0,00 ***	-	-	-	-	-	-	-	-
keine Behandlung	0,00 ***	0,00 ***	-	-	-	-	-	-	-
Nur Kulturpflege	0,00 ***	0,00 ***	0,00 ***	-	-	-	-	-	-
Nur Einzelbaum	0,00 ***	0,00 ***	0,35	0,00 ***	-	-	-	-	-
Einzelbaum + Kulturpflege	0,00 ***	0,00 ***	0,00 ***	0,03 *	0,00 ***	-	-	-	-
Nur Schirmhieb	0,00 ***	0,00 ***	0,00 ***	0,00 ***	0,00 ***	0,00 ***	-	-	-
Schirmhieb + Kulturpflege	0,00 ***	0,00 ***	0,00 ***	0,00 ***	0,00 ***	0,00 ***	0,00 ***	-	-
Nur Kahlhieb	0,00 ***	0,00 ***	0,00 ***	0,00 ***	0,00 ***	0,00 ***	0,02 *	0,00 ***	-
Kahlhieb + Kulturpflege	0,00 ***	0,00 ***	0,03 *	0,00 ***	0,23	0,00 ***	0,00 ***	0,01 *	0,00 ***

3.4. Räumliche Auswertung

Abbildung 3.6 zeigt für die Versuchsreihe Kulturpflegeintensität die Positionen von zufällig ausgewählten Simulationsläufen der jeweiligen Behandlung. Es wird deutlich, dass die Eichen (rot) bei abnehmender Intensität sich eher um die Kiefern (blau) sammeln. In den Randbereichen um die Kiefern kommt es daher zu Klumpungen von Eichen. Vermutlich drängt der hohe Konkurrenzdruck der Begleitvegetation die Eichen in einen Bereich, in dem die Kronen der Kiefern stark genug sind, um die Begleitvegetation zurückzuhalten. Mit zunehmender Intensität vermögen es die Eichen auch Bereiche außerhalb erfolgreich zu besiedeln.

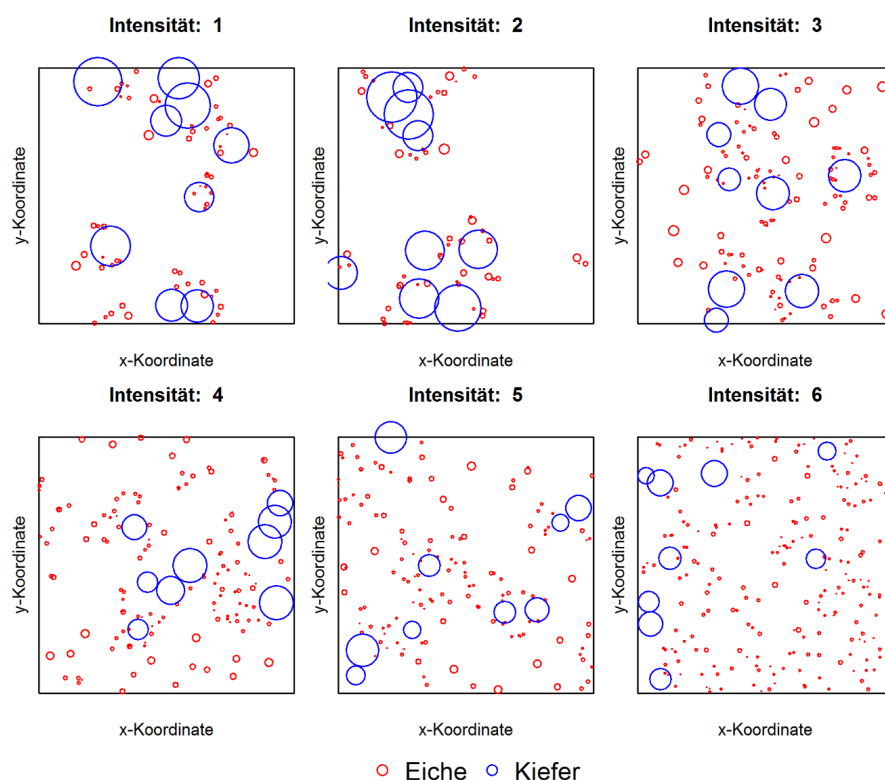


Abbildung 3.6.: Positionen von Eichen(rot) und Kiefern (blau) von zufällig ausgewählten Simulationsläufen einer Behandlung der Versuchsreihe Kulturpflegeintensität. Die Größe der Kreise beschreibt den Brusthöhendurchmesser im relativen Vergleich.

Abbildung 3.7 bestätigt diesen Eindruck noch einmal. Beide Funktionen nehmen in den verschiedenen Behandlungen einen ähnlichen Verlauf. Alle Behandlungen starten bei niedrigen Entfernungen von circa unter einem Meter mit sehr niedrigen Korrelationswerten. Dies zeigt, dass dicht zusammenstehende Bäume die Tendenz zeigen dünner zu sein. Mit zunehmender Entfernung steigt der Korrelationswert bei den Intensitäten unterschiedlich an. Bei der höchsten Intensität oszillieren die Funktionen bei größerer Entfernung um den Wert 1, was bedeutet, dass keine Korrelation zwischen den Durchmessern besteht. Bei den

Intensitäten 1-3 steigen die Kurven deutlich über die Marke von 1. Kurz danach fallen diese wieder ab. Dies zeigt, dass in der Entfernung zwischen 1 und 2 m stehende Bäume die Tendenz dazu haben dicker zu sein. Verursacht wird dieser Anstieg vermutlich durch die dickeren Kiefern, die eben in diesen Behandlungen dichter an den überlebenden Eichen stehen.

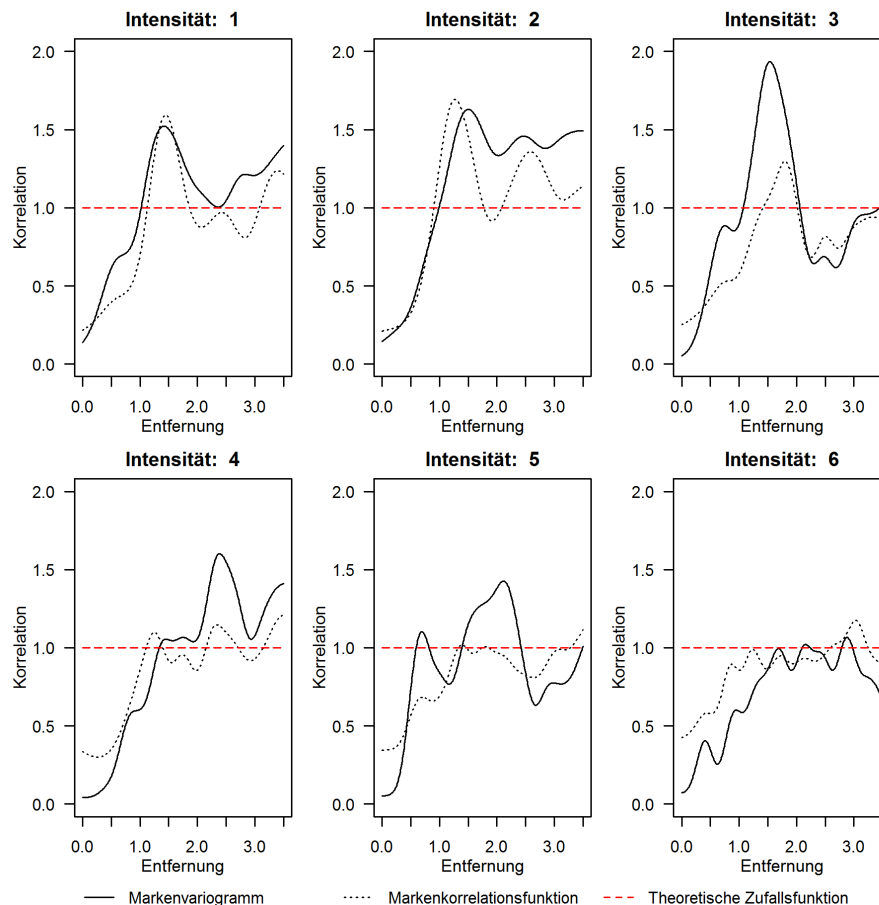


Abbildung 3.7.: Punktmusteranalyse von zufällig ausgewählten Simulationsläufen einer Behandlung der Versuchsreihe Kulturpflegeintensität. Der Verlauf des Markenvariogrammes (schwarze Linie) und der -korrelationsfunktion (gestrichelte schwarze Linie) zeigen den Zusammenhang von Brusthöhendurchmesser zur Entfernung der einzelnen Individuen. Steigen die Funktionen über die rot gestrichelte Linie, dann sind Individuen in dieser Entfernung dicker. Ein Verlauf unterhalb der roten Linie bedeutet, dass dünnere Individuen in dieser Entfernung zu erwarten sind. Ein Verlauf auf der roten Linie zeigt keinen Zusammenhang.

Abbildung 3.8 zeigt für die Versuchsreihe Kombination die Positionen von zufällig ausgewählten Simulationsläufen der jeweiligen Behandlung. Auch hier zeigt sich der Trend, dass die roten Eichen bei ausbleibender Kulturpflege um die blauen Kiefern klumpen. Freistehende Eichen bei der Behandlung *Einzelbaum* standen vermutlich im Laufe der Simulation unter einem Kiefernaltbaum, der allerdings entnommen wurde. Die Variante *Jungwuchs +*

Oberstand zeigt sehr gut wie sich Jungwuchs ohne Konkurrenzdruck der Begleitvegetation entwickeln würde, da in dieser Variante diese nicht berücksichtigt wurde. Bei den anderen Behandlungen zeigt sich ebenso wie in Abbildung 3.6 eine Verteilung der Eichen außerhalb der Kiefernrandbereiche.

Die Funktionen für diese Beispiele sind in Abbildung 3.9 dargestellt. Während bei der Kontrollvariante Knull nahezu kein Zusammenhang zwischen Entfernung und Durchmesser zu sehen ist, zeigt sich der Einfluss der Altbäume bei der anderen Variante *Jungwuchs + Oberstand* deutlich im Nahbereich der Bäume, in denen diese eher dünner sind. Ausgenommen von den Kahlhiebsbehandlungen, bei denen keine Altbäume mehr vorhanden sind, zeigt sich bei den anderen Behandlungen ein Peak, der in ca. 1,5 m Entfernung unterschiedlich stark ausfällt. Auch dies zeigt noch einmal, dass sich in diesen Bereichen die dickeren Altkiefern finden. Der starke Abfall bei der Behandlung *Schirmhieb* bei circa 2,5 m in den tiefen Korrelationsbereich wird vermutlich dadurch verursacht, dass die Eichen sich kreisförmig um die Altkiefer sammeln. Ein besonders starker Anstieg ist bei *Schirmhieb + Kulturpflege* zu verzeichnen. Bei der Behandlung *Kahlhieb* sind nur zwei Eichen nicht ausgefallen, so dass die Funktionen parallel zur X-Achse verlaufen und in diesem Beispiel nicht interpretierbar sind.

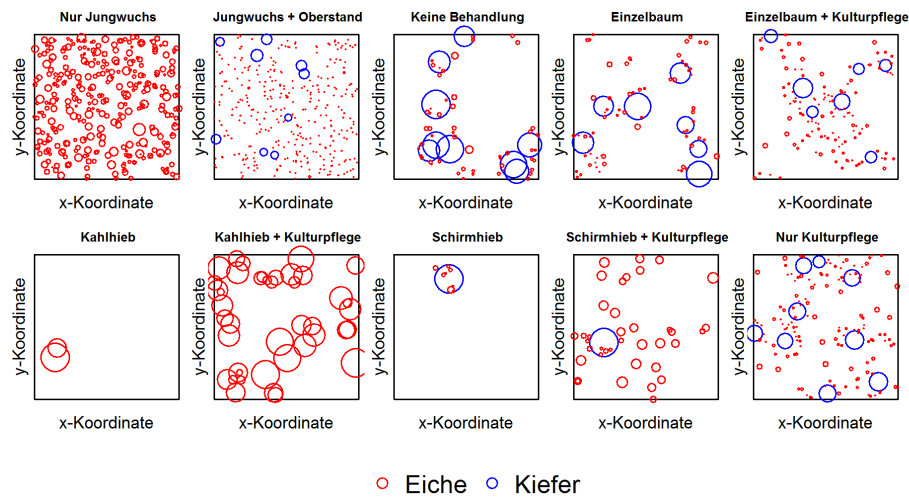


Abbildung 3.8.: Positionen von Eichen (rot) und Kiefern (blau) von zufällig ausgewählten Simulationsläufen einer Behandlung der Versuchsreihe Kombination. Die Größe der Kreise beschreibt den Brusthöhendurchmesser im relativen Vergleich.

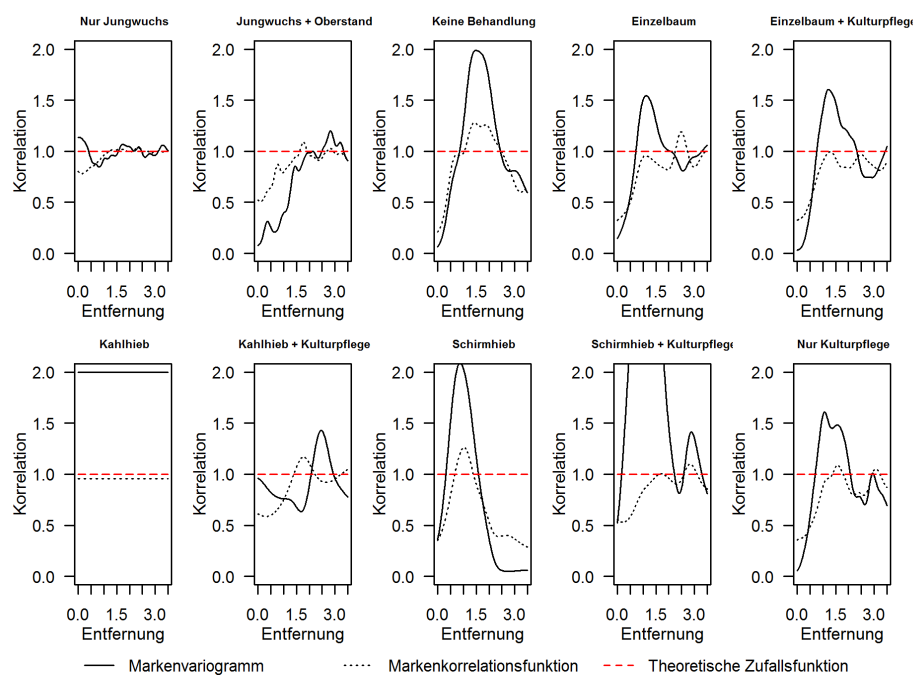


Abbildung 3.9.: Punktanalyse von zufällig ausgewählten Simulationsläufen einer Behandlung der Versuchsreihe Kombination. Der Verlauf des Markenvariogrammes (schwarze Linie) und der -korrelationsfunktion (gestrichelte schwarze Linie) zeigen den Zusammenhang von Brusthöhendurchmesser zur Entfernung der einzelnen Individuen. Steigen die Funktionen über die rot gestrichelte Linie, dann sind Individuen in dieser Entfernung dicker. Ein Verlauf unterhalb der roten Linie bedeutet, dass dünnere Individuen in dieser Entfernung zu erwarten sind. Ein Verlauf auf der roten Linie zeigt keinen Zusammenhang.

4. Diskussion

Die Ergebnisse der Simulationsexperimente spiegeln die Vermutungen wieder, dass Eichenverjüngung besonderer Pflege bedarf, um unter den schwierigen Bedingungen eines Kiefernreinbestandes auf sandigen und trockenen Böden erfolgreich etabliert zu werden.

Die Hypothese, dass die Eichen bei steigender Pflegeintensität der Begleitvegetation vermehrt das Jugendalter erreichen hat sich ebenso bestätigt wie die Annahme, dass Altbäume eine Schutzfunktion einnehmen. Dies wird auch durch die verschiedenen Behandlungsszenarien des Oberstandes bestätigt. Je intensiver während der Jungwuchsphase der Eichen in den Oberstand eingegriffen wird, desto höher fallen die Verluste der Eichenverjüngung aus. Eine Kombination einer schonenden Behandlung des Oberstandes mit einer dreimalig pro Jahr ausgeführten Kulturpflege brachte dabei die besten Ergebnisse. Erwähnenswert sei an dieser Stelle, dass eine Nichtbehandlung oder eine reine Behandlung des Oberstandes mittels Femelhieb ähnliche Ergebnisse liefert wie die Kombination von intensiven Verfahren in Kombination mit Kulturpflege. Völlig ungeeignet scheinen die intensiven Verfahren wie Kahl- und Schirmhieb. Die Begleitvegetation wird durch die starke Auflockerung des Bestandes in ihrem Wachstum begünstigt und kann so einen hohen Konkurrenzdruck auf die Verjüngung ausüben. Eine Kulturpflege wäre in diesen Fällen unumgänglich.

Die Zahl bisheriger Studien, die Naturverjüngung von Traubeneiche zum Untersuchungsobjekt gemacht haben, ist in Summe sehr übersichtlich. KOHLER et al. (2015) führte diesbezüglich eine umfangreiche Literaturrecherche durch und kam zu einem ähnlichen Ergebnis. Bezüglich des Einflusses von Begleitvegetation konnte er nur eine Hand voll Studien recherchieren. Eine jüngere Studie von JENSEN & LÖF (2017) untersucht die Konkurrenzwirkung von Kraut- und Strauchschicht auf das Überleben von Stieleichen (*Quercus robur* L.). Es stellte sich dabei heraus, dass der Einfluss von Vegetation der Krautschicht auf die Mortalität sehr gering ist, während die Strauchschicht einen deutlich höheren Einfluss hat. Diese Ergebnisse decken sich nicht mit den Ergebnissen dieser Studie. In der Studie von JENSEN & LÖF (2017) wurden die Aufnahmeflächen jedoch gewässert, so dass der Konkurrenzfaktor Wasser ausgeschlossen wurde. Die Unterschiede mit dieser Studie zeigen, dass der Faktor Wasser für das Überleben von Jungwuchs eine wichtige Rolle spielen kann. Trockenheit wurde auch

in den Studien von [STRUVE & JOLY \(1992\)](#) und [DAVIS & JACOBS \(2005\)](#) als Grund für hohe Ausfälle bei Eichenarten in den ersten Lebensjahren genannt. Es wird jedenfalls deutlich, dass der Einfluss der Krautschicht auf die Lichtverfügbarkeit eine untergeordnete Rolle spielt. Auch bei [HARMER et al. \(2005\)](#) konnte kein Einfluss von Typ, Art und Höhe der Vegetation auf die Populationsgröße eines Versuchs mit Eichennaturverjüngung festgestellt werden. Weitere Studien, die Begleitvegetation berücksichtigten, finden sich noch bei [LÜPKE \(1987\)](#) und [HAUSKELLER-BULLERJAHN \(1997\)](#). Allerdings wird hier der Faktor Licht als Einflussgröße betrachtet. Der Einfluss von unterirdischer Konkurrenz wird nicht untersucht.

Nicht berücksichtigt wird in dem Modell die Tatsache, dass bei einer mechanischen Kulturpflege immer wieder mit Ausfällen der Verjüngung zu rechnen ist. Zum Zeitpunkt der Maßnahme sind die Eichen gut versteckt zwischen der Begleitvegetation. Für die durchführende Person sind die Eichen nicht immer sofort zu erfassen und so kommt es vor, dass Eichen mit entfernt werden. Besonders schwierig scheint dieser Umstand bei Naturverjüngungen, da diese nicht – anders als Kulturen – in regelmäßigen Abständen gepflanzt wurden. Oft treten derartige Verjüngungen in Klumpen auf und erschweren damit eine sachgemäße Durchführung einer Kulturpflege zusätzlich. Grundsätzlich könnte man noch den Jungwuchs an sich behandeln. Allerdings zielen derartige Pflegemaßnahmen auf qualitative Ergebnisse ab, um einen möglichst homogenen Wertholzbestand zu erziehen. Da die vorliegende Studie eher auf ein quantitatives Verjüngungsmaß abzielt, sollen Jungwuchspflegen nicht weiter in die Experimente einfließen.

Die Beschattung durch den Altbestand wird von *oak-lay* zwar berücksichtigt, allerdings wird auch deutlich, dass die Konkurrenzbeeinflussung um die Ressource Wasser fehlt. Die räumliche Auswertung macht deutlich, dass Altbäume die Begleitvegetation zurückdrängen und sich Jungwuchs im Kronenbereich etablieren kann. Es ist bereits mehrfach untersucht, dass der Jungwuchs im näheren Einzugsbereich des Wurzeltellers weniger konkurrenzfähig zum Altbestand ist ([HEINRICH 1936](#); [BAADER 1941](#); [MANG 1956](#); [RIEK 2001](#); [HORNSCHUCH et al. 2007](#); [WAGNER 2008](#)). Dieser Effekt wird vom Modell nicht erfasst. Hinzu kommt, dass die Annahme der Kronenbreite für den Lichteinfluss von Altbäumen als zu schmal eingeschätzt wurde. Eine gängige Anpassung wäre die Annahme einer doppelten Kronenbreite ([NAGEL 2009](#)).

In Abbildung 3.6 und Abbildung 3.8 wird deutlich, dass die zufällig generierten Altbestände auch räumlich zufällig verteilt sind. In den Beständen der Naturerbeflächen ist allerdings eher davon auszugehen, dass die Kiefern einst gepflanzt wurden und daher eine Tendenz zur räumlichen Regularität aufweisen. Im Modell kann es daher auch zu Klumpungen von Altbäumen kommen, was sich besonders bei den schonenden Behandlungen negativ auf

den Verjüngungserfolg auswirken könnte. Freier stehende Bäume könnten vermutlich mehr Jungeichen in ihrem Randbereich binden und so neben einer höheren Zahl von verjüngten Eichen auch für eine bessere räumliche Verteilung dieser sorgen.

Der Aggregationsindex und die weiteren räumlichen Analysen zeigen allerdings ein typisches Phänomen von Naturverjüngungen, dass diese oft in Klumpen vorkommen. Der Kronenschlussgrad zeigt zwar in vielen Varianten Werte von teilweise weit über 1 an, ist aber bei näherer Betrachtung wieder zu relativieren, da es zu oben beschriebenem Phänomen kommt. Zusätzlich wird durch die fehlende Mortalität im jungen Baumalter in den Simulationen der Kronenschlussgrad vermutlich eher überschätzt. Nur Varianten mit zugeschalteter Kulturpflege konnten eine zufälliger räumliche Verteilung aufdecken.

Bei der Auswertung von individuen-basierten Modellen ist es auch wichtig auf bestimmte Muster zur Evaluierung zu achten. Zu diesem Zweck wurde unter anderem die Analyse zur Mortalitätsverteilung durchgeführt. In der Ökologie ist hier eine Art U-Form typisch (HARCOMBE 1987). Während sofort eine starke Selbstdifferenzierung von Individuen stattfindet, lässt diese darauf stark nach, um dann nach einiger Zeit wieder einen Anstieg zu erfahren. Die Verteilungen der verschiedenen Behandlungen in diesem Simulationsexperiment zeigen allerdings nur den typischen starken Abfall der Mortalität. Ein erneuter Anstieg bleibt aus. Dies hängt vermutlich damit zusammen, dass die Mortalität bei den Jungbäumen nicht stattfindet. Es ist allerdings damit zu rechnen, dass dieser Fall eingetreten wäre.

Ebenso sollte nicht unerwähnt bleiben, dass die Parametrisierung des Modells rein auf Schätzungen und Literaturangaben beruht. Quantitative Schlussfolgerungen zu den Untersuchungsvariablen (insbesondere Kronenschlussgrad und Anzahl) sollten daher nicht unternommen werden.

Das Modell bezieht ebenso klimatische Parameter ein, die in dieser Studie auf Durchschnittswerte gesetzt wurden. Unterschiedliche Verteilungsmuster innerhalb eines Jahres werden daher nicht berücksichtigt. Besonders eine schwankende jährliche Niederschlagsverteilung könnte großen Einfluss auf die Modellergebnisse haben.

Die Simulationsstudie bietet Erkenntnisse zum Waldumbau von Kiefernreinbeständen. Das entwickelte Modell, das zur Auswertung herangezogen wurde, ist jedoch in einigen Punkten verbesserungswürdig. Neben einer umfangreichen Parametrisierung müsste auch der Einfluss von Verbiss des Eichenjungwuchs durch Schalenwild als Faktor in das Modell aufgenommen werden. Neben der Konkurrenzsituation mit der Begleitvegetation wird dieser Faktor als wesentlich eingestuft (GILL 1992; SENN & HÄSLER 2005). Für diese Studie muss daher für alle Behandlungen eine Zäunung von Flächen angenommen werden. Ebenfalls

bisher unbeachtet blieb die Nutzung von Nachpflanzungen oder der Aufschlag weiterer Verjüngung für die Modellergebnisse.

Die Studie bestätigt allerdings, dass geeignete Pflegemaßnahmen für das anspruchsvolle Unterfangen des besagten Waldumbaus ein sehr wichtiges Mittel sind. Dabei ist schonenden Maßnahmen der Vorzug zu geben.

Literatur

- BAADER, G. (1941). Der Kiefernüberhaltbetrieb: eine ertragskundliche und betriebswirtschaftliche Untersuchung. Bd. 1. Schriftenreihe der Hermann-Göring-Akademie der Deutschen Forstwissenschaft. Frankfurt am Main: Sauerländer. 139 S.
- BADDELEY, A., RUBAK, E. & TURNER, R. (2015). Spatial Point Patterns: Methodology and Applications with R. New-York: CRC Press. 810 S. DOI: <https://doi.org/10.1201/b19708>.
- BERGER, U. & HILDENBRANDT, H. (2000). A new approach to spatially explicit modelling of forest dynamics. Spacing, ageing and neighbourhood competition of mangrove trees. In: *Ecological Modelling* 132 (3), S. 287–302. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00298-2](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00298-2).
- BOHN, U., GOLLUB, G., HETTWER, C., ZUPANIC, M., PUNCER, I. & SELISKAR, A. (2004). Karte der natürlichen Vegetation Europas: Massstab 1:2500000. Münster.
- BRAND, S. (2005). Modellierung des Jugendwachstums der Eiche im Voranbau unter Kiefernschirm. Institut für Waldwachstum und Holzmesskunde. Diplomarbeit. Dresden: Technische Universität Dresden.
- BRUNNER, A. (2004). Regenerator. a forest regeneration model. Hrsg. von DANISH FOREST AND LANDSCAPE RESEARCH INSTITUTE. Horsholm.
- BURSCHEL, P. & HUSS, J. (2003). Grundriß des Waldbaus. 3. Aufl. Stuttgart: Ulmer. 487 S.
- CATER, M. & BATIC, F. (2006). Groundwater and light conditions as factors in the survival of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) seedlings. In: *European Journal of Forest Research* 125, S. 419–426. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10342-006-0134-6>.
- CLARK, P. J. & EVANS, F. C. (1954). Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. In: *Ecology* 35 (4), S. 445–453. DOI: <https://doi.org/10.2307/1931034>.
- CONOVER, W. J., JOHNSON, M. E. & JOHNSON, M. M. (1981). A comparative study of tests for homogeneity of variances, with applications to the outer continental shelf bidding data. In: *Technometrics* 23 (4), S. 351–361. DOI: <https://doi.org/10.1080/00401706.1981.10487680>.
- DAVIS, A. S. & JACOBS, D. F. (2005). Quantifying root system quality of nursery seedlings and relationship to outplanting performance. In: *New Forests* 30 (2-3), S. 295–311. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11056-005-7480-y>.
- DÖBBELER, H., ALBERT, M., SCHMIDT, M., NAGEL, J. & SCHRÖDER, J. (2011). BWINPro - Programm zur Bestandesanalyse und Prognose. Göttingen.

- DOBROWOLSKA, D. (2006). Oak natural regeneration and conversion processes in mixed Scots pine stands. In: *Forestry* 79 (5), S. 503–513. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestry/cpl034>.
- DONNELLY, K. (1978). Simulations to determine the variance and edge-effect of total nearest neighbour distance. In: *Simulation Methods in Archaeology*, S. 91–95.
- ELLENBERG, H. (1996). *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 5. Aufl. Stuttgart: Ulmer. 1095 S.
- ERTELD, W. (1962). *Ertragstafelauszüge für den Gebrauch in der Praxis*. Radebeul: Neumann. 170 S.
- GILL, R. (1992). A review of damage by mammals in north temperate forests. 3. Impact on Trees and Forests. In: *Forestry* 65 (4), S. 363–388. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestry/65.4.363-a>.
- GOLSER, M. (1997). *Modellierung der Naturverjüngungsentwicklung in Mischbeständen*. Dissertationsschrift. Wien: Universität für Bodenkultur.
- GRIMM, V., BERGER, U., BASTIANSEN, F., ELIASSEN, S., GINOT, V., GISKE, J., GOSS-CUSTARD, J., GRAND, T., HEINZ, S., HUSE, G., HUTH, A., JEPSEN, J. U., JØRGENSEN, C., MOOIJ, W. M., MÜLLER, B., PE’ER, G., PIOUS, C., RAILSBACK, S. F., ROBBINS, A. M., ROBBINS, M. M., ROSS-MANITH, E., RÜGER, N., STRAND, E., SOUSSI, S., STILLMAN, R. A., VABØ, R., VISSER, U. & DEANGELIS, D. L. (2006). A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. In: *Ecological Modelling* 198, S. 115–126. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.04.023>.
- GRIMM, V., BERGER, U., DEANGELIS, D. L., POLHILL, J. G., GISKE, J. & RAILSBACK, S. F. (2010). The ODD protocol. A review and first update. In: *Ecological Modelling* 221 (23), S. 2760–2768. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.08.019>.
- HAMKENS, H. & BERGER, U. (2017). Auswirkungen von unterschiedlichen Behandlungen des Oberstandes und der Begleitvegetation auf die Naturverjüngung von Traubeneiche (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) - Eine Simulationsstudie. In: *Ergebnisse aus dem Stipendenschwerpunkt Forschung auf DBU-Naturerbeflächen - Ökologische Dynamik in Offenland und Wald*. Hrsg. von SCHAEFER, M. & SCHLEGEL-STARMANN, H. Osnabrück, S. 47–53.
- HARCOMBE, P. A. (1987). Tree Life Tables. In: *BioScience* 37 (8), S. 557–568. DOI: <https://doi.org/10.2307/1310666>.
- HARMER, R., BOSWELL, R. & ROBERTSON, M. (2005). Survival and growth of tree seedlings in relation to changes in the ground flora during natural regeneration of an oak shelterwood. In: *Forestry: An International Journal of Forest Research* 78 (1), S. 21–32. DOI: <https://doi.org/10.1093/forestry/cpi003>.
- HASEL, K. (1985). *Forstgeschichte*. Hamburg und Berlin: Parey. 258 S.
- HAUSKELLER-BULLERJAHN, K. (1997). *Wachstum junger Eichen unter Schirm*. Göttingen.
- HEINRICH, F. (1936). Wasserfaktor und Kiefernwirtschaft auf diluvialen Sandböden Norddeutschlands. In: *Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen* 68, S. 245–279.
- HERTZ-KLEPTOW (1949). Eichensorgen in Nordrhein-Westfalen. In: *Allgemeine Forstzeitung* 4 (33), S. 300–301.

- HORNSCHUCH, F., KRAKAU, U. & RIEK, W. (2007). Das Wurzelsystem der Kiefer – artspezifische Strategie und ökologische Anpassungen. In: *Die Kiefer im nordostdeutschen Tiefland – Ökologie und Bewirtschaftung*. Hrsg. von MINISTERIUM FÜR LÄNDLICHE ENTWICKLUNG, UMWELT UND VERBRAUCHERSCHUTZ DES LANDES BRANDENBURG. 1. Aufl. Eberswalder Forstliche Schriftenreihe Band XXXII. Potsdam: Brandenburgische Universitätsdruckerei und Verlagsgesellschaft Potsdam, S. 108–116.
- JEDICKE, E. & HAKES, W. (2005). Management von Eichenwäldern im Rahmen der FFH-Richtlinie Eichenverjüngung im Wirtschaftswald: durch Prozessschutz ausgeschlossen? In: *Naturschutz und Landschaftsplanung* 37 (37), S. 45.
- JENSEN, A. M. & LÖF, M. (2017). Effects of interspecific competition from surrounding vegetation on mortality, growth and stem development in young oaks (*Quercus robur*). In: *Forest Ecology and Management* 392, S. 176–183. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.03.009>.
- JONES, E. W. (1959). Biological flora of the British isles - *Quercus* L. In: *The Journal of Ecology* 47, S. 169–222.
- KAMPSTRA, P. (2008). Beanplot: A Boxplot Alternative for Visual Comparison of Distributions. In: *Journal of Statistical Software* 28 (Code Snippet 1), S. 1–9. DOI: <https://doi.org/10.18637/jss.v028.c01>.
- KOHLER, M., PYTTEL, P., SCHAUBHUT, S., HAGGE-ELLHÖFT, K., KÜHNE, C. & BAUHAUS, J. (2015). Über Wissen und Unwissen zur natürlichen Verjüngung der Traubeneiche. Eine Literaturstudie. Hrsg. von PROFESSUR FÜR WALDBAU DER ALBERT-LUDWIGS-UNIVERSITÄT FREIBURG. Freiburg im Breisgau.
- KÖLLING, C., ZIMMERMANN, L. & WALENTOWSKI, H. (2007). Klimawandel. Was geschieht mit Buche und Fichte? Entscheidungshilfen für den klimagerechten Waldbau in Bayern. In: *AFZ/Der Wald* 11, S. 584–588.
- LEMBCKE, G., KNAPP, E. & DITTMAR, O. (1975). D.D.R. - Kiefern - Ertragtafel. Eberswalde: Institut fuer Forstwissenschaften Eberswalde.
- LÜPKE, B. v. (1987). Einflüsse von Altholzüberschirmung und Bodenvegetation auf das junge Buchen und Traubeneichen. In: *Forstarchiv* 58, S. 18–24.
- MAGIERA, U. (2015). DBU Naturerbe. Hrsg. von DEUTSCHE BUNDESSTIFTUNG UMWELT. Osnabrück.
- MANG, K. (1956). Der Föhren-Überhaltbetrieb im Forstamt Lindau. In: *Allgemeine Forstzeitung* 11, S. 473–475.
- MANTEL, K. (1990). Wald und Forst in der Geschichte. Hamburg und Hannover: Parey. 258 S.
- MEYER, P., WEVELL VON KRÜGER, A., STEFFENS, R. & UNKRIG, W. (2006). Naturwälder in Niedersachsen - Schutz und Forschung. Band 1 (Tiefland). Alfeld (Leine): Leinebergland-Druck. 339 S.
- MICHAILOFF, I. (1943). Zahlenmäßiges Verfahren für die Ausführung der Bestandeshöhenkurven. In: *Forstwissenschaftliches Centralblatt und Tharandter Forstliches Jahrbuch* 6, S. 273–279.

- MORRIS, M. D. (1991). Factorial Sampling Plans for Preliminary Computational Experiments. In: *Technometrics* 33 (2), S. 161–174. DOI: <https://doi.org/10.1080/00401706.1991.10484804>.
- MÜLLER, J., BUSSLER, H., BENSE, U., BRUSTEL, H., FLECHTNER, G., FOWLES, A., KAHLEN, M., MÖLLER, G., MÜHLE, H., SCHMIDL, J. & ZABRANSKY, P. (2005). Urwald-Reliktarten - Xylobionte Käfer als Indikatoren für Strukturqualität und Habitattradition. In: *Waldökologie Online* 2, S. 106–112.
- NAGEL, J. (2009). Waldwachstumssimulation mit dem Java Software Paket TreeGrOSS. Hrsg. von NORDWESTDEUTSCHE FORSTLICHE VERSUCHSANSTALT. Göttingen.
- OSTERMANN, R. (2002). Die Niederwälder am Fuß der Ostvogesen (Elsass/Frankreich) - eine kulturgeografische und vegetationskundliche Analyse. In: *Schriftenreihe Freiburger Forstliche Forschung* 21, S. 1–180.
- POMMERENING, A., BIBER, P., PRETZSCH, H. & STOYAN, D. (2000). Neue methoden zur Analyse und Charakterisierung von Bestandesstrukturen. In: *Forstwissenschaftliches Centralblatt und Tharandter Forstliches Jahrbuch* 119 (1-6), S. 62–78. DOI: <https://doi.org/10.1007/bf02769127>.
- R CORE TEAM (2015). Package 'parallel'. URL: <https://stat.ethz.ch/R-manual/R-devel/library/parallel/doc/parallel.pdf>.
- (2016). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- RIEK, W. (2001). Ergebnisse und Perspektiven der Wasserhaushaltsuntersuchung auf Level-II-Flächen in Brandenburg. In: *Beiträge für Forstwirtschaft und Landschaftsökologie* 35, S. 19–22.
- RÖHRIG, E., BARTSCH, N., DENGLER, A. & LÜPKE, B. v. (2006). Waldbau auf ökologischer Grundlage. 91 Tabellen. 7. Aufl. Bd. 8310. UTB Forst- und Agrarwissenschaften, Ökologie, Biologie. Stuttgart: UTB. 479 S.
- SEEGER, M. (1930). Erfahrungen über die Eiche in der Rheinebene bei Emmendingen (Baden). In: *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 106, S. 201–219.
- SENN, J. & HÄSLER, H. (2005). Wildverbiss: Auswirkungen und Beurteilung. In: *Forum für Wissen*, S. 17–25.
- SIEBEL, H. N. & BOUWMA, I. M. (1998). The occurrence of herbs and woody juveniles in a hardwood floodplain forest in relation to flooding and light. In: *Journal of Vegetation Science* 9 (5), S. 623–630. DOI: <https://doi.org/10.2307/3237280>.
- STOYAN, D. & STOYAN, H. (1992). Fraktale, Formen, Punktfelder: Methoden der Geometrie-Statistik. Berlin: Akademie Verlag. 394 S.
- STRUVE, D. K. & JOLY, R. J. (1992). Transplanted red oak seedlings mediate transplant shock by reducing leaf surface area and altering carbon allocation. In: *Canadian Journal of Forest Research* 22 (10), S. 1441–1448. DOI: <https://doi.org/10.1139/x92-194>.
- THIELE, J. C., KURTH, W. & GRIMM, V. (2012). RNETLOGO. An R package for running and exploring individual-based models implemented in NETLOGO. In: *Methods in Ecology and Evolution* 3 (3), S. 480–483. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00180.x>.

- THORNLEY, J. H. M. (1996). Modelling Water in Crops and Plant Ecosystems. In: *Annals of Botany* 77 (3), S. 261–275. DOI: <https://doi.org/10.1006/anbo.1996.0030>.
- (1998). Grassland Dynamics. An ecosystem simulation model. Oxon, New York: CAB International. XII, 241.
- URBAN, O., TŮMA, I., HOLUB, P. & MAREK, M. V. (2006). Photosynthesis and growth response of *Calamagrostis arundinacea* and *C. villosa* to enhanced UV-B radiation. In: *Photosynthetica* 44 (2), S. 215–220. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-006-0009-6>.
- WAGNER, S. (2008). Zur räumlichen Optimierung der Altbestandsstellung im Rahmen schlagweiser Verfahren der Kiefern timerverjüngung. In: *Forst und Holz* 63 (4), S. 29–33.
- WALENTOWSKI, H. & WINTER, S. (2007). Naturnähe im Wirtschaftswald - was ist das? In: *Tuexenia* 27, S. 19–26.
- WILENSKY, U. (1998). NetLogo. Evanston, IL: Center for Connected Learning and Computer-Based Modeling, Northwestern University. URL: <http://ccl.northwestern.edu/netlogo/>.
- WOLF, W., FREI, K. & BÜCKING, W. (2005). Forstliche Aufnahmen des Bannwaldes Bechtaler Wald. In: *Bannwald Bechtaler Wald - eine Laubwald-Biozönose vor und nach dem Sturm Lothar*. Hrsg. von BÜCKING, W. & BENSE, U. Freiburg im Breisgau: FVA, S. 7–42.

Teil V.

Allgemeine Diskussion & Ausblick

1. Allgemeine Diskussion

In der vorliegenden Arbeit wurde das individuen-basierte Verjüngungsmodell *oak-lay* mit einer prozess-basierten Komponente für die Konkurrenzberechnung vorgestellt, analysiert und angewendet. Das Modell berücksichtigt neben dem Jungwuchs auch die Entitäten des Altbestandes und der Begleitvegetation. In der prozess-basierten Komponente wird der Wasserhaushalt der Entitäten Jungwuchs und Begleitvegetation durch ein Differentialgleichungsmodell beschrieben, dessen Wasserflüsse auf Basis von Wasserpotentialunterschieden berechnet werden. Die Kombination von individuen- mit prozess-basierten Ansätzen werden im Allgemeinen auch als Hybridmodelle bezeichnet. Für die Modellierung von Waldökosystemen sind nur wenige Hybridmodelle bekannt. Bei den Verjüngungsmodellen sind keine derartigen Modelltypen bekannt, so dass hier von dem ersten Modell seiner Art gesprochen werden kann.

Es hat sich gezeigt, dass eine Erweiterung von individuen-basierten Modellen mit prozess-basierten Ansätzen grundsätzlich möglich ist. Der große Vorteil von Hybridmodellen besteht in der expliziten Berücksichtigung bestimmter Einflüsse. Im Fall des *oak-lay* wird eine Vielzahl von Einflüssen (zum Beispiel Klima, Bodeneigenschaften,...) berücksichtigt. Insbesondere hinsichtlich der Berücksichtigung von künftigen klimatischen Veränderungen besitzt *oak-lay* großes Potential genauere Vorhersagen zu treffen als die rein statistischen Modelle, deren Möglichkeit der Extrapolation zu hinterfragen ist.

Es hat sich jedoch Forschungsbedarf für die Weiterentwicklung von Verjüngungsmodellen dieser Modellfamilie offenbart. Neben der technischen Überarbeitung, sind Forschungsarbeiten nötig, die zum einen ihren Fokus auf die Parametrisierung der prozess-basierten Komponente von *oak-lay* legen und zum anderen angepasste Wachstumsfunktionen entwickeln.

1.1. Hauptergebnisse

Die vorliegende Arbeit behandelt drei aufeinander aufbauende Schwerpunktthemen. Im ersten Teil wird das Hybrid-Modell *oak-lay* nach dem ODD-Standardprotokoll für individuen-

basierte Modelle nach GRIMM et al. (2006) ausführlich vorgestellt. Erweitert wird dieser Teil durch eine globale Sensitivitätsanalyse des Wassersubmodells nach MORRIS (1991) und durch eine Rechenzeitanalyse mit Hilfe von \mathcal{O} -Notationen (LANDAU 1909). Ein Augenmerk wurde bei allen Simulationen und Tests auf die Einhaltung des Verlaufs der Selbstdifferenzierungstrajektorien in dem Bereich der theoretischen Exponenten $-4/3$ (WHITE 1981; ENQUIST et al. 1998; ENQUIST & NIKLAS 2001) und $-3/2$ (YODA 1963) gelegt.

In der Sensitivitätsanalyse stellten sich die Parameter heraus, die den größten Einfluss auf den Modell-Output (die Transpiration) haben. Ebenso wurden interagierende Parameter identifiziert. Es zeigte sich, dass die einflussreichsten Parameter auch durch starke Interaktion geprägt sind. Als der bedeutendste Parameter stellte sich $c_{\psi,pr}$ heraus, der die Druckkomponente des Pflanzenwasserpotentials beeinflusst. Weitere wichtige Parameter sind $K_{W,rs-rt}$ (Beschreibung des Widerstandes zwischen Boden und Wurzel), k_{can} (Transpirationskoeffizient) und $c_{WT,pl}$ (Wassertransport in der Pflanze).

Die Rechenzeitanalyse hat ergeben, dass die Rechenzeit sowohl bei steigender Individuenzahl (Konstante Fläche) als auch bei steigender Fläche (Konstante Individuendichte) exponentiell ansteigt. Die Begründung wird in der Berechnung des dynamischen Zeitschritts Δt vermutet, da sich dieser immer an die Individuen anpassen muss, deren Wassergehalt sich dem maximal möglichen Wassergehalt nähert. Das Modell kann daher immer nur den aktuell kleinstmöglichen Zeitschritt annehmen.

Der Schwerpunkt des zweiten Teils ist auf die Mortalitätsbeschreibung durch Trockenstress in *oak-lay* gelegt. Die prozess-basierte Beschreibung des Wasserhaushalts der Individuen ermöglicht die Festlegung einer Mortalitätsschwelle anhand des Druckpotentials und stellt damit einen Alternativen Ansatz zur gängigen Methode der Mortalitätsbeschreibung in individuen-basierten Waldmodellen dar, in welchen Mortalität auf Basis eines Zusammenhangs von geringen Zuwächsen hergeleitet wird.

Als Vorversuch wurden unterschiedliche zeitliche Auflösungen des Klimainputs für das Modell getestet, um Unterschiede der Transpiration zu identifizieren. Dabei wurde besonders deutlich, dass die stündliche Auflösung signifikant niedriger ausfällt.

Im Hauptversuch wurde die Dichte der Individuen bei konstanter Fläche schrittweise erhöht. Ausfälle wurden aufgenommen und mit Hilfe von Ereigniszeitanalysen ausgewertet.

In diesen Simulationsexperimenten wurde aufgezeigt, dass *oak-lay* in der Lage ist die Mortalität von Jungwuchs auf Basis des Wassergehalts darzustellen. Dabei stellte sich heraus, dass die Robustheit des Jungwuchses gegenüber Trockenereignissen bei zunehmendem Konkurrenzeinfluss nachlässt. Ebenso wurde deutlich, dass ab einer bestimmten Initialdichte der Boden sehr schnell den permanenten Welkepunkt erreicht und es so zügig zu Morta-

litäterscheinigungen kommt. Zunehmend größere Initialdichten verursachen ab diesem Punkt nur noch geringe Veränderungen im Sterbezeitpunkt.

Die Studie konnte aufzeigen, dass der verwendete Ansatz von Mortalitätsbeschreibung auf Basis des pflanzenphysiologischen Zustandes eine geeignete Möglichkeit bietet, um den Prozess der Mortalität von Jungwuchs in individuen-basierten Modellen darzustellen. Da äußere Einflussfaktoren wie Bodeneigenschaft oder Klima einen wesentlichen Einfluss auf die Modellprozesse in *oak-lay* haben, können auch diese direkt in die Mortalitätsbeschreibung integriert werden. Dies offenbart weiteres Potential von Hybrid-Modellen.

Der dritte und letzte Schwerpunkt dieser Arbeit wendet *oak-lay* beispielhaft in einer Reihe von Simulationsexperimenten an. Der Fokus liegt dabei auf unterschiedlichen Behandlungen von Begleitvegetation und Altbestand, um den Verjüngungserfolg zu analysieren. Dabei wurden auch räumliche Aspekte berücksichtigt. Es stellte sich heraus, dass der Konkurrenzeinfluss von Altbäumen auf die Lichtverfügbarkeit am Boden maßgeblich für die Konkurrenzstärke der Begleitvegetation war. Daher überlebten Jungeichen in erster Linie in einem Bereich um die Altbäume herum. Ein räumliches Muster, das sich durch Beobachtungen realer Waldbestände nicht deckt. Ein Wurzeltellereffekt (WAGNER 2008) konnte durch die Simulationsexperimente nicht dargestellt werden. Dennoch konnten die Experimente aufzeigen, dass Managementmaßnahmen einen deutlich höheren Verjüngungserfolg verursachen. Besonders starke Eingriffe in den Oberstand hatten eine zügige Vergrasung zur Folge, was den Konkurrenzdruck auf den Jungwuchs stark erhöhte.

Neben der Behandlung des Oberstandes in unterschiedlichen Intensitäten, stellte sich die Kulturpflege als wichtige Maßnahme für den Verjüngungserfolg heraus. Allerdings muss auch klar gestellt sein, dass eine Kulturpflege bei Naturverjüngung nicht praktikabel umsetzbar ist.

1.2. Einordnung von *oak-lay* in die Waldwachstumsmodellierung

Eine umfangreiche Literaturrecherche in Teil I konnte bereits einen Überblick zu verschiedenen Modellkategorien innerhalb der Waldwachstumsmodellierung bieten. Das vorliegende Modell *oak-lay* ist nach der Kategorisierung von LISCHKE (2001), FABRIKA & PRETZSCH (2013) und FABRIKA et al. (2018) in die Modelle der distanzabhängigen Einzelbaummodelle einzuordnen (*empirical distance-dependent tree models*). Allerdings hat es die Besonderheit, dass Einzelkomponenten des Modells nicht statistisch oder phenomenologisch modelliert

sind, sondern prozess-basiert. Damit ist es den Hybrid-Modellen zuzuordnen, dessen Funktionsprinzip in Kapitel 1 in Teil II dargestellt wurde und die nicht in das bekannte Schema der Kategorisierung passt. Mit den Modellen *TRIPLEX* (PENG et al. 2002), *PICUS V1.3* (SEIDL et al. 2005), *iLand* (SEIDL et al. 2012) und *FORMIND-fest* (BOHN et al. 2014) wurden einige bekannte Vertreter dieser Modellkategorie vorgestellt, denen die Komponente der Verjüngung allerdings weitgehend fehlt. Weitere Hybrid-Modelle werden bei PRETZSCH (2019) erwähnt. Die zunehmende Bedeutung dieser Modellkategorie macht es erforderlich, dass das oben genannte Schema um Hybrid-Modelle als eigene Kategorie ergänzt werden sollte.

In Kapitel 2.4 in Teil I wurde außerdem ein umfassender Überblick über die verschiedenen Ausprägungen von Verjüngungsmodellen (im weiteren Sinne) geschaffen. Entsprechend der Aufteilung durch GADOW (2003) muss *oak-lay* in die Verjüngungsmodelle (im engeren Sinne) eingeordnet werden, da die Prozesselemente vom Sämling bis zum Erreichen der Brusthöhe abgedeckt werden. Das Modell lässt Ausbreitungselemente unberücksichtigt, so dass Prozesselemente von der Blütenbildung bis zur Keimung nicht abgebildet werden. Fragen zum Auftreten und der räumlichen Verteilung kann das Modell daher nicht beantworten.

1.3. Methodendiskussion

Es lässt sich festhalten, dass individuen-basierte Modelle geeignet sind, um Waldökosysteme zu modellieren. Dies liegt besonders darin begründet, dass nur diese Modellfamilie nicht nur räumlich explizite Darstellung ermöglicht, sondern ebenso die emergenten Eigenschaften eines Ökosystems aufzeigen kann. Die Kombination eines individuen-basierten Modells mit prozess-basierten Ansätzen zu einem Hybrid-Modell erweitert die Aussagekraft noch einmal deutlich. Die explizite Berücksichtigung von äußeren Einflussfaktoren macht ein solches Modell dynamischer gegenüber Umweltveränderungen, wie sie beispielsweise durch den Klimawandel verursacht werden.

Die Integrierung von prozess-basierten Ansätzen bringt allerdings auch neue Herausforderungen für die Modellentwicklung mit sich. Zum einen erhöht sich die Zahl der Parameter deutlich. Damit erhöht sich auch der Aufwand, der für die Parameterkalibrierung betrieben werden muss. Und zum anderen sollte ein Fokus auf die Auswahl der prozess-basierten Ansätze in einem Hybrid-Modell gelegt werden. Diese Ansätze sind zwar deutlich genauer als ein statistischer Ansatz, allerdings auch komplexer und rechenintensiver. Es sollten daher nur unbedingt notwendige Ansätze genutzt werden, um das Modell nicht unnötig auf zu blähen.

In *oak-lay* wurde mit Hilfe des prozess-basierten Ansatzes ein Reduktionsfaktor an die Zuwachsfunktion gekoppelt. Der Faktor berechnet sich aus der eigenen Transpirationsleistung dividiert durch die potentiell mögliche Transpirationsleistung. Als Zuwachsfunktion des Jungwuchses wurde eine Höhenzuwachsfunktion nach [BRAND \(2005\)](#) gewählt, die auf der Extrapolation von Ertragstafelmodellen basiert. Dies ist keine optimale Lösung, da die einflussgebenden Faktoren auf das Wachstum bereits durch die Parameterwerte der Wachstumsfunktion berücksichtigt werden. In welcher Form und Stärke die einzelnen Faktoren das Wachstum beeinflussen bleibt dabei ebenso unbekannt wie das Wissen, um welche Faktoren es sich genau handelt. Grundsätzlich sollte für die Zwecke des *oak-lay* eine Wachstumsfunktion in Abhängigkeit der Verfügbarkeit bestimmter Ressourcen entwickelt werden. Beispiele hierfür finden sich bei [WAGNER \(1999\)](#) und [AMMER \(2000\)](#).

Im Zuge der Modellentwicklung mussten allerdings einige Annahmen getroffen werden, die für die Lauffähigkeit des vorliegenden Modells notwendig waren und die es kritisch zu hinterfragen gilt.

Am weitreichendsten ist die Annahme zu sehen, dass sich Bäume des Oberstandes nicht an der unterirdischen Konkurrenz beteiligen. Bei der unterirdischen Konkurrenz handelt es sich hier um den prozess-basierten Teil des Modells und die Schwierigkeit bestand in einem räumlichen Konflikt bei der Wasserhaushaltsberechnung. Für den Bodenwasserhaushalt wurde der modellierte Boden in Kuben von einem Kubikmeter diskretisiert. Darauf befindliche Vegetation und Jungwuchs befanden sich in Wechselbeziehung untereinander und mit dem zugehörigen Kubus. Bäume des Oberstandes sind jedoch deutlich größer, so dass ein einzelner Baum Zugriff auf mehrere Bodenkuben haben würde. Dies würde es notwendig machen das Wasserpotential des Wurzelgeflechtes eines Einzelbaumes auf die Kuben zu verteilen. Es konnte dafür kein zufriedenstellender Ansatz recherchiert werden, so dass der Einfluss des Oberstandes auf den Bodenwasserhaushalt ausgelassen wurde. Abgesehen von der Simulationsstudie in Teil [IV](#) ist diese Annahme für die hier durchgeführten Analysen zu vernachlässigen, da in Teil [II](#) und [III](#) der Oberstand nicht in die Analysen mit einbezogen wurde. Trotzdem ist diese Annahme kritisch zu sehen und neben einer besseren Parametrisierung muss hierfür ein neuer Ansatz entwickelt werden.

Eine weitere Annahme, die getroffen wurde, betrifft den belaubten Anteil des Sprosses des Jungwuchses. Dieser wird benötigt, um die Blattfläche und damit die Transpiration zu berechnen. Hier wird angenommen, dass der Spross zur Hälfte belaubt ist. Es konnte leider keine allometrische Funktion recherchiert werden, um diese Annahme mit wissenschaftlichen Daten zu begründen. Daher wurde hier eine Schätzung vorgenommen.

Eine Annahme ist die Aufteilung der jährlich aufgelösten Wachstumsfunktionen auf einen intra-annuellen Wachstumsgang. Hier wird eine lineare Aufteilung vorgenommen, so dass der jährliche potentielle Zuwachs auf die einzelnen Wochen der Vegetationsperiode gleichmäßig aufgeteilt wurde. Es ist bekannt, dass der intra-annuelle Wachstumsgang keinen derartigen Verlauf zeigt (BURGER 1926). Für die Eiche kann beispielsweise eine bimodale Verteilung des intra-annuellen Zuwachses angenommen werden. Entsprechend sollte bei Weiterentwicklung des Modells auf diesen Punkt eingegangen werden.

Auf die Annahmen der gefüllten Feldkapazität zu Beginn der Vegetationsperiode und der Mortalität wurden in den Kapiteln 2.1.1.1 (Teil II) und 1/4 (Teil III) näher behandelt.

Die angewendeten Analysen der Arbeitsschwerpunkte dieser Arbeit lassen sich insgesamt als zeitgemäß beschreiben. So wurde beispielsweise für die Sensitivitätsanalyse eine globale Variante ausgewählt, die im Vergleich mit der lokalen Variante mehr Informationen transportieren kann.

Die verwendeten Ereigniszeitanalysen sind in der medizinischen Forschung ein oft verwendetes Mittel. In umweltwissenschaftlichen Fragestellungen werden sie dagegen selten angewandt. Es hat sich jedoch gezeigt, dass diese insbesondere für die Analyse von Mortalitätsereignissen eine geeignete Methode darstellen, um Ursachen und Unterschiede zu erforschen.

2. Ausblick

In der bisherigen Entwicklung und in den durchgeführten Simulationen wurde die räumliche Verteilung des Eichenjungwuchses als zufällig angenommen. Anders als bei typischen Pionierbaumarten wie Kiefer oder Birke bilden Eichenarten vergleichsweise große und schwere Samen aus. Dies hat einen relativ kleinen Jungwuchskegel um den Mutterbaum zur Folge, in dem sich, ausgehend vom Mutterbaum, ein absteigender, theoretischer Gradient der Jungwuchsdichte bildet. Abbildung 2.1 zeigt beispielhaft eine Photographie eines solchen Jungwuchskegels. Es ist deutlich zu sehen, dass bereits nach wenigen Metern die Dichte des Jungwuchses zurück geht bis kaum noch Jungwuchspflanzen zu erkennen sind.

Ein sehr wichtiger Faktor bei der Verbreitung der schweren Eicheln ist der Eichelhäher (*Garrulus glandarius* L.), der sich versteckte Depots mit Eicheln anlegt, die nicht alle wieder aufgefunden werden und gegebenenfalls keimen. Typisch für diese Hähersaaten sind zufällig verteilte Nester mit wenigen Individuen, die sehr eng beieinander stehen.



Abbildung 2.1.: Photographie (Aufnahme: 23.05.2017; Photograph: Hans Hamkens) eines Stieleichen-Jungwuchskegels um einen einzelnen Mutterbaum in einem Stieleichen-Hainbuchenwald auf der Weißiger Höhe in Tharandt.

Es wird deutlich, dass für die räumliche Verteilung von Eichen-Jungwuchs geeignete Modelle verwendet werden sollten. Einen Ansatz hierfür könnte insbesondere [BOSSEMA \(1979\)](#) für die Berücksichtigung von Hähersaaten liefern.

Eine Steigerung des Potentials von *oak-lay* lässt sich ohne Zweifel durch eine Verbesserung der Rechenleistung ermöglichen. Der Fokus sollte dabei besonders auf der Berechnung des dynamischen Zeitschrittes Δt liegen. Das aktuell implementierte Verfahren weist noch deutliches Potential zur Verbesserung der Rechenleistung auf, wenn es durch Runge-Kutta-Verfahren ([RUNGE 1895](#); [HEUN 1900](#); [KUTTA 1901](#)) ersetzt würde.

Die in dieser Studie genutzten Parameterwerte sind entweder Werte aus der Literatur oder geschätzt. Um den Anforderungen künftiger Studien mit *oak-lay* gerecht zu werden, sollten diese Parameter genauer bestimmt werden. Hierfür würden sich Gewächshausversuche empfehlen, in denen einzelne Pflanzen isoliert aufgenommen werden.

Weiterhin ist in diesem Rahmen eine Validierung von *oak-lay* anzustreben. Auch hierfür könnten Gewächshausversuche herangezogen werden. Allerdings dürften hier die Pflanzen nicht isoliert, sondern einer unmittelbaren Konkurrenz ausgesetzt werden.

Es wurde bereits oben angesprochen, dass die verwendete Wachstumsfunktion für den Jungwuchs von [BRAND \(2005\)](#) als ungeeignet angesehen werden kann. Es ist daher von großer Bedeutung für die Weiterentwicklung von *oak-lay*, dass eine Wachstumsfunktion in Abhängigkeit der Wasserverfügbarkeit entwickelt und getestet wird.

Die Konkurrenz um die Ressource Wasser findet im *oak-lay* nur zwischen und innerhalb der Entitäten Jungwuchs und Begleitvegetation statt. Der Altbestand dagegen beeinflusst nur die Lichtverfügbarkeit der bodennahen Pflanzen. Es ist allerdings nicht von der Hand zu weisen, dass auch der Altbestand um Wasser konkurriert. Das Problem ist allerdings die große Einflussfläche, die ein Einzelbaum einnimmt. In *oak-lay* wird die Fläche in Quadratmeter diskretisiert und alle Individuen, die sich innerhalb eines solchen Bodenstückes befinden konkurrieren zueinander um die Ressource Wasser. Altbäume nehmen deutlich größere Flächen ein und haben daher nur einen bestimmten Anteil der Wasserflüsse je Bodenstück ein. Eine Möglichkeit wäre die Nutzung eines zweiten *Field-Of-Neighbourhood*-Feldes (Siehe auch [GRUETERS et al. 2014](#)), das vom Baum ausgeht und mit den Bodenstücken verschnitten wird.

Weitgehend unberücksichtigt ist der Einfluss von verbeißenden Schalenwild auf Jungwuchs. In der forstlichen Praxis stellen hohe Wilddichten ein großes Problem bei der Verjüngungsplanung dar. Besonders Rehwild sucht als Konzentratsselektierer gezielt bestimmte Pflanzen auf und verbeißt diese. Verbiss hat keinen unmittelbaren Ausfall einer Pflanze zur Folge, sondern verursacht Wachstumsveränderungen, die durch eine geschwächte Konkurrenz-

kraft erst langfristig zum Ausfall führen kann. Da genaue Wilddichten nur sehr aufwändig ermittelt werden können, ist eine Quantifizierung des Einflusses einzelner Wild-Individuen auf Verjüngung nur schwer durchführbar. Eine Integrierung von Wildverbiss in *oak-lay* hätte das Potential Forschungsarbeiten diesbezüglich zu unterstützen und neue Erkenntnisse für die Modellierung von Wildverbiss im Allgemeinen zu liefern.

Literatur

- AMMER, C. (2000). Untersuchungen zum Einfluss von Fichtenaltbeständen auf die Entwicklung junger Buchen. Aachen: Shaker. 185 S.
- BOHN, F. J., FRANK, K. & HUTH, A. (2014). Of climate and its resulting tree growth. Simulating the productivity of temperate forests. In: *Ecological Modelling* 278, S. 9–17. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.01.021>.
- BOSSEMA, J. (1979). Jays and Oak: an Eco-Ethological Study of a Symbiosis. In: *Behaviour* 70 (1/2), S. 1–117. DOI: <https://doi.org/10.1163/156853979x00016>.
- BRAND, S. (2005). Modellierung des Jugendwachstums der Eiche im Voranbau unter Kiefernschirm. Institut für Waldwachstum und Holzmesskunde. Diplomarbeit. Dresden: Technische Universität Dresden.
- BURGER, H. (1926). Untersuchungen über das Höhenwachstum verschiedener Holzarten. Bd. 14. Mitteilungen. Birmensdorf: Eidgenössische Anstalt für das forstliche Versuchswesen.
- ENQUIST, B. J., BROWN, J. H. & WEST, G. B. (1998). Allometric scaling of plant energetics and population density. In: *Nature* 395 (6698), S. 163–165. DOI: <https://doi.org/10.1038/25977>.
- ENQUIST, B. J. & NIKLAS, K. J. (2001). Invariant scaling relations across tree-dominated communities. In: *Nature* 410 (6829), S. 655–660. DOI: <https://doi.org/10.1038/35070500>.
- FABRIKA, M. & PRETZSCH, H. (2013). Forest ecosystem analysis and modelling. Zvolen: Technical University in Zvolen.
- FABRIKA, M., PRETZSCH, H. & BRAVO, F. (2018). Models for Mixed Forests. In: *Dynamics, Silviculture and Management of Mixed Forests*. Hrsg. von BRAVO-OVIEDO, A., PRETZSCH, H. & Río, M. d. Managing Forest Ecosystems 31. Cham: Springer, S. 343–380. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-91953-9_10.
- GADOW, K. v. (2003). Waldstruktur und Wachstum. Göttingen: Universitätsdrucke Göttingen.
- GRIMM, V., BERGER, U., BASTIANSEN, F., ELIASSEN, S., GINOT, V., GISKE, J., GOSS-CUSTARD, J., GRAND, T., HEINZ, S., HUSE, G., HUTH, A., JEPSEN, J. U., JØRGENSEN, C., MOOIJ, W. M., MÜLLER, B., PE’ER, G., PIOU, C., RAILSBACK, S. F., ROBBINS, A. M., ROBBINS, M. M., ROSS-MANITH, E., RÜGER, N., STRAND, E., SOUISSI, S., STILLMAN, R. A., VABØ, R., VISSER, U. & DEANGELIS, D. L. (2006). A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. In: *Ecological Modelling* 198, S. 115–126. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.04.023>.

- GRUETERS, U., SELTMANN, T., SCHMIDT, H., HORN, H., PRANCHAI, A., VOVIDES, A. G., PETERS, R., VOGT, J., DAHDOUNH-GUEBAS, F. & BERGER, U. (2014). The mangrove forest dynamics model mesoFON: Analyzing effects of local dispersal and crown plasticity on the fitness of plant functional types. In: *Ecological Modelling* 291, S. 28–41. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.07.014>.
- HEUN, K. (1900). Neue Methoden zur approximativen Integration der Differentialgleichungen einer unabhängigen Veränderlichen. In: *Zeitschrift für Mathematik und Physik* 45, S. 23–38.
- KUTTA, W. (1901). Beitrag zur näherungsweise Integration totaler Differentialgleichungen. Dissertationsschrift. München: Technische Hochschule München.
- LANDAU, E. (1909). Handbuch der Lehre von der Verteilung der Primzahlen. Leipzig und Berlin: B.G. Teubner. 412 S.
- LISCHKE, H. (2001). New developments in forest modeling: convergence between applied and theoretical approaches. In: *Natural Resource Modeling* 14 (1), S. 71–102. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1939-7445.2001.tb00051.x>.
- MORRIS, M. D. (1991). Factorial Sampling Plans for Preliminary Computational Experiments. In: *Technometrics* 33 (2), S. 161–174. DOI: <https://doi.org/10.1080/00401706.1991.10484804>.
- PENG, C., LIU, J., DANG, Q., APPS, M. J. & JIANG, H. (2002). TRIPLEX. A generic hybrid model for predicting forest growth and carbon and nitrogen dynamics. In: *Ecological Modelling* 153 (1-2), S. 109–130. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00505-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00505-1).
- PRETZSCH, H. (2019). Grundlagen der Waldwachstumsforschung. 2. Aufl. Berlin: Springer.
- RUNGE, C. (1895). Über die numerische Auflösung von Differentialgleichungen. In: *Mathematische Annalen* 46 (2), S. 167–178.
- SEIDL, R., LEXER, M. J., JAGER, D. & HONNINGER, K. (2005). Evaluating the accuracy and generality of a hybrid patch model. In: *Tree Physiology* 25 (7), S. 939–951. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/25.7.939>.
- SEIDL, R., RAMMER, W., SCHELLER, R. M. & SPIES, T. A. (2012). An individual-based process model to simulate landscape-scale forest ecosystem dynamics. In: *Ecological Modelling* 231, S. 87–100. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.02.015>.
- WAGNER, S. (1999). Ökologische Untersuchungen zur Initialphase der Naturverjüngung in Eschen-Buchen-Mischbeständen. Frankfurt am Main: Sauerländer. 265 S.
- (2008). Zur räumlichen Optimierung der Altbestandsstellung im Rahmen schlagweiser Verfahren der Kiefern naturverjüngung. In: *Forst und Holz* 63 (4), S. 29–33.
- WHITE, J. (1981). The allometric interpretation of the self-thinning rule. In: *Journal of Theoretical Biology* 89 (3), S. 475–500. DOI: [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(81\)90363-5](https://doi.org/10.1016/0022-5193(81)90363-5).
- YODA, K. (1963). Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions (Intraspecific competition among higher plants. XI). In: *Journal of Biology* 14, S. 107–129.

Zusammenfassung & Verzeichnisse

A. Zusammenfassung

Diese Arbeit beschäftigt sich mit der Naturverjüngung von Traubeneiche (*Quercus petraea* (MATT.) LIEBL.) unter Kiefernschirm. Eine erfolgreiche Verjüngung von Traubeneiche ist ohne menschliche Hilfe nur schwer umzusetzen. Als Ursache wird in der Literatur die Konkurrenzsituation von Begleitvegetation um die Ressource Wasser besonders hervorgehoben. Um künftige Managementmaßnahmen von Oberstand und Begleitvegetation bezüglich der Eichenverjüngung bewerten zu können, wurde das individuen-basierte Modell *oak-lay* entwickelt, das die Konkurrenz um Wasser explizit auf pflanzenphysiologischer Basis berücksichtigt. Die Kombination von individuen-basierten und prozess-basierten Ansätzen wird auch als Hybrid-Modell bezeichnet. In der Verjüngungsmodellierung ist bisher keine Anwendung eines Hybrid-Modells bekannt, so dass es sich vermutlich um das erste Modell seiner Art handelt.

Die Arbeit ist in drei große Arbeitsschwerpunkte aufgeteilt. Im ersten Teil wird *oak-lay* detailliert vorgestellt und analysiert. Dabei kommen standardisierte Verfahren wie eine globale Sensitivitätsanalyse oder eine Analyse der Rechenzeit mittels Landau-Symbole zum Einsatz.

Der zweite Teil analysiert mit Hilfe von Simulationsexperimenten eine neue Methode der Mortalitätsbeschreibung in individuen-basierten Modellen auf physiologischer Basis. Die prozess-basierte Wasserhaushaltsberechnung des *oak-lay* ermöglicht die Festsetzung einer Mortalitätsschwelle über das Druckpotential der Individuen. Für die Analysen wurde auf Ereigniszeitanalysen zurückgegriffen. Konkret angewandt wurden der Kaplan-Meier Schätzer und das semiparametrische Cox-Modell.

Der dritte und letzte Teil wendet das Modell beispielhaft in einer Reihe von Simulationsexperimenten an. Dabei werden unterschiedliche Managementmaßnahmen am Oberstand und der Begleitvegetation simuliert und auf Unterschiede im Verjüngungserfolg und der räumlichen Verteilung getestet.

Das Modell *oak-lay* konnte erfolgreich nachweisen, dass Hybrid-Modelle im Bereich der Verjüngungsmodellierung entwickelt und angewendet werden können. Die globale Sensitivitätsanalyse des Wasserhaushaltsmodells konnte die einflussreichsten Parameter identifizieren und das Laufzeitverhalten des Modells konnte ebenso analysiert werden. Die Einhaltung bestimmter Selbstdifferenzierungsmuster wurde über alle Simulationen geprüft. Dabei wurde erfolgreich die Mortalität über den Wassergehalt der Individuen bestimmt. Die Simulationsexperimente der verschiedenen Managementmaßnahmen haben gezeigt, dass eine Anwendung als Managementtool möglich ist.

Die Entwicklung eines neuen Modelltyps bei der Verjüngungsmodellierung hat allerdings auch einigen neuen Forschungsbedarf generiert. Um *oak-lay* weiterzuentwickeln sind weitere Arbeiten nötig.

B. Abbildungsverzeichnis

Allgemeine Einleitung	2
2.1. Suchstrategie für die Kategorisierung von Waldwachstumsmodellen	6
2.2. Beziehungen zwischen Ansätzen der Modellierung von Waldbeständen . .	7
2.3. Einordnung von Modellen mittels der räumlichen Dimension über die Zeitskala	8
2.4. Klassifikation von Modellen anhand von Objekt, Raum, Zeit und Konzept .	9
2.5. Suchstrategie für Individuen-basierte Modelle in der Waldwachstumsforschung	10
2.6. Simulationsprozesse bei positionsabhängigen Einzelbaummodellen in sche- matischer Darstellung	11
2.7. Biomassezyklus in Kleinflächenmodellen	13
2.8. Suchstrategie für die Rolle von Verjüngung in individuen-basierten Wald- wachstumsmodellen	16
2.9. Konzeptionelle Analyse der Prozesse, die Waldverjüngung beeinflussen . .	17
2.10. Suchstrategie zur Verjüngungsökologie der Eiche	20
2.11. Differenz des Höhenwachstums zwischen Stieleiche und Hainbuche, zwi- schen Stieleiche und Bergahorn und zwischen Traubeneiche und Buche bei unterschiedlichen Strahlungssituationen	22
 Das Hybrid-Modell <i>oak-lay</i>	 52
2.1. Darstellung der wöchentlich berechneten Prozesse von <i>oak-lay</i>	58
3.1. Darstellung der Standardabweichung über den absoluten Mittelwerten der Elementareffekte eines <i>Morris-Screening</i> für die Parameter des Wasserhaus- haltsmodells	82
3.2. Darstellung der benötigten Rechenzeit für einen Rechenschritt	84

Physiologisch induzierte Mortalität von Kiefern-Jungwuchs unter Trockenstress 98

2.1. Aufbau des Simulationsexperiments 2	109
3.1. Beanplots der Gesamttranspiration der einzelnen Simulationsläufe	112
3.2. QQ-Plot der Quantile der Stichprobe über den theoretischen Quantilen	113
3.3. Überlebensfunktion $S(t)$ und doppelt logarithmierte Überlebensfunktion über die Dauer des Trockenstresses (t) der einzelnen Dichteklassen.	114
3.4. Forest-Plot der Ergebnisse der Parameterschätzung des Cox-Modells	115
3.5. Beanplots von Minimal-, Median- und Maximum von der Überlebensdauer der einzelnen Simulationsläufe	117
3.6. Beanplots der Zeitspanne von erstem bis zum letzten Ausfall von Individuen innerhalb eines Simulationslaufes	117

Auswirkungen von unterschiedlichen Behandlungen des Ober- und Unterstandes auf die Naturverjüngung von Traubeneiche (*Quercus petraea* (MATT.) LIEBL.) – Eine Simulationsstudie 130

3.1. Beanplots der Untersuchungsvariablen (Anzahl, Kronenschlussgrad, Clark-Evans-Index) für die aufsteigenden Kulturpflegeintensitäten	142
3.2. Beanplots der Untersuchungsvariablen (Anzahl, Kronenschlussgrad, Clark-Evans-Index) für die unterschiedlichen Behandlungen	143
3.3. Mortalität des Jungwuchses aufgetragen auf den Zeitpunkt des Ausfalls für jede Kulturpflegeintensität	144
3.4. Mortalität des Jungwuchses aufgetragen auf den Zeitpunkt des Ausfalls für die Kontrollvarianten und die unterschiedlichen Behandlungsmaßnahmen des Oberstandes alleine und in Kombination mit Kulturpflege	146
3.5. QQ-Plot der Quantile der Stichprobe über den theoretischen Quantilen der Residuen	147
3.6. Positionen von Eichen und Kiefern von zufällig ausgewählten Simulationsläufen einer Behandlung der Versuchsreihe Kulturpflegeintensität	148
3.7. Punktmusteranalyse von zufällig ausgewählten Simulationsläufen einer Behandlung der Versuchsreihe Kulturpflegeintensität	149
3.8. Positionen von Eichen und Kiefern von zufällig ausgewählten Simulationsläufen einer Behandlung der Versuchsreihe Kombination	151
3.9. Punktmusteranalyse von zufällig ausgewählten Simulationsläufen einer Behandlung der Versuchsreihe Kombination	151

Allgemeine Diskussion & Ausblick	162
2.1. Photographie eines Stieleichen-Jungwuchskegels um einen einzelnen Mutterbaum in einem Stieleichen-Hainbuchenwald auf der Weißiger Höhe in Tharandt	168

C. Tabellenverzeichnis

Allgemeine Einleitung	2
2.1. Distanzabhängige und –unabhängige Einzelbaummodelle mit Anwendungsbeispielen.	12
2.2. Kleinflächenmodelle mit Anwendungsbeispielen.	15
 Das Hybrid-Modell <i>oak-lay</i>	 52
1.1. Die Verjüngung beeinflussende Faktorenkomplexe (nach MAYER 1977) . . .	53
2.1. Vereinfachter Überblick über die Zustandsvariablen von <i>oak-lay</i>	57
2.2. Quellenangabe der verschiedenen Modellteile von <i>oak-lay</i>	59
2.3. Übersicht über Zustandsvariablen, Parameter, Umweltvariablen, Pflanzenvariablen und andere Variablen des Wassersubmodells von <i>oak-lay</i>	64
2.4. Interpolationstabelle der temperaturabhängigen Parameter s , λ , ρ_{swv} und γ	70
2.5. Überblick der Zeitvariablen	76
2.6. Input-Parameter, deren Ausgangswerte und Wertebereich für die Durchführung eines <i>Morris Screening</i> (Globale Sensitivitätsanalyse)	80
2.7. Input und Output für die Simulationsexperimente A und B zur Analyse der Rechenzeit	81
 Physiologisch induzierte Mortalität von Kiefern-Jungwuchs unter Trockenstress	 98
2.1. Übersicht der Einstellung von ausgewählten Parameter für die Simulationsexperimente	105
2.2. Übersicht der Initialwerte für die Experimente	106
2.3. Übersicht der verwendeten Klimadaten	107
2.4. Übersicht der grundlegenden Funktionen der Ereigniszeitanalyse	109
3.1. Parameterschätzung, Hazard-Ratio und die unteren ($KI-$) und oberen ($KI+$) Konfidenzintervallgrenzen des Cox-Modells für die unterschiedlichen Dichteklassen	115

Auswirkungen von unterschiedlichen Behandlungen des Ober- und Unterstandes auf die Naturverjüngung von Traubeneiche (<i>Quercus petraea</i> (MATT.) LIEBL.) – Eine Simulationsstudie	130
2.1. Koeffizienten und Variablen der potentiellen Durchmesserfunktion	133
2.2. Überblick der Einstellung der einflussreichsten Wasser- und Wachstumsparameter für die jeweiligen Entitäten von <i>oak-lay</i>	134
2.3. Übersicht der monatlich aufgelösten Umweltparameter	136
2.4. Übersicht der Initialwerte für die Experimente	137
2.5. Übersicht der verschiedenen Versuchsreihen	140
3.1. p-Werte und Signifikanzniveau des Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Tests für die Versuchsreihe Kulturpflegeintensität	145
3.2. p-Werte und Signifikanzniveau des Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Tests für die Versuchsreihe Kombination	147

D. Abkürzungsverzeichnis

AGB oberirdische Biomasse (in g)

ANOVA Varianzanalyse

BGB unterirdische Biomasse (in g)

BHD Brusthöhendurchmesser (in cm)

DBU Deutsche Bundesstiftung Umwelt

DoE *Design of Experiments*

FON *Field-Of-Neighbourhood*

IBM individuen-basiertes Modell

LAI Blattflächenindex (in m^2 Blattfläche $(\text{m}^2 \text{ Bodenfläche})^{-1}$)

PBM prozess-basiertes Modell

